



Naturalis

Repositorio Institucional
<http://naturalis.fcnym.unlp.edu.ar>

Universidad Nacional de La Plata
Facultad de Ciencias Naturales y Museo



Crecimiento y desarrollo del complejo cráneo-mandibular y postcráneo en *Myiopsitta monachus* (Aves, Psittaciformes)

Carril, Julieta

Doctor en Ciencias Naturales

Dirección: Tambussi, Claudia P.

Co-dirección: Ronderos, Jorge R.

Facultad de Ciencias Naturales y Museo
2015

Acceso en:

<http://naturalis.fcnym.unlp.edu.ar/id/20160301001435>



Esta obra está bajo una Licencia Creative Commons
Atribución-NoComercial-CompartirIgual 4.0 Internacional



Naturalis

Repositorio Institucional
FCNyM - UNLP

Universidad Nacional de La Plata
Facultad de Ciencias Naturales y Museo
Carrera de Doctorado en Ciencias Naturales
Trabajo de Tesis Doctoral

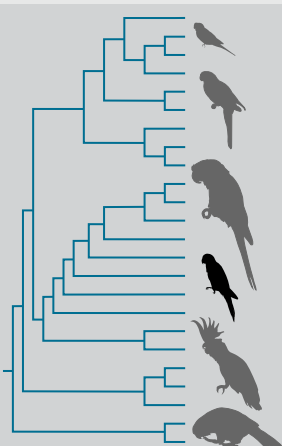
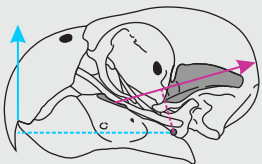
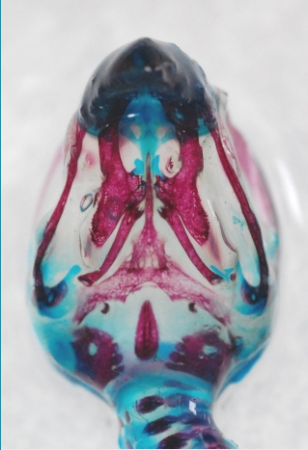
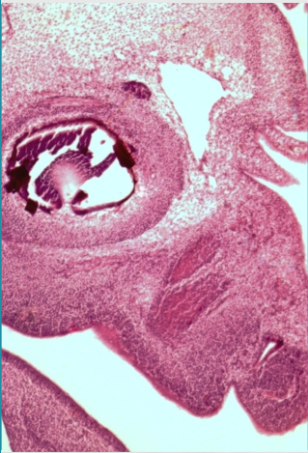
Crecimiento y desarrollo del complejo cráneo-mandibular y postcráneo en *Myiopsitta monachus* (Aves, Psittaciformes)

Doctorando
Lic. Julieta Carril

Directora
Dra. Claudia P. Tambussi

Codirector
Dr. Jorge R. Ronderos

2015



Universidad Nacional de La Plata
Facultad de Ciencias Naturales y Museo
Carrera de Doctorado en Ciencias Naturales
Año 2015

**Crecimiento y desarrollo del complejo cráneo-mandibular
y postcráneo en *Myiopsitta monachus* (Aves, Psittaciformes)**

Trabajo de Tesis presentado para optar por el título de Doctor en Ciencias Naturales

Lic. Julieta Carril

Directores

Dra. Claudia P. Tambussi
Dr. Jorge R. Ronderos

Jurados

Dra. Virginia S. L. Abdala
Dr. Diego Montalti
Dr. Jorge I. Noriega



Dedicado a Juan Ignacio

AGRADECIMIENTOS

A la Dra. Claudia P. Tambussi, mi Directora. Le agradezco enormemente las oportunidades brindadas, su siempre buena predisposición y la confianza y libertad con la que me permitió desarrollar esta tesis. Sus enseñanzas, consejos y el trabajo compartido representan un progreso sustancial en mi formación académica y profesional.

A mis Co-Directores de tesis y beca, el Dr. Jorge R. Ronderos y la Med. Vet. Rosana M. Laplace, les agradezco su permanente colaboración.

A mis Jurados de tesis, la Dra. Virginia S. L. Abdala, el Dr. Diego Montalti y el Dr. Jorge I. Noriega.

A Federico J. “Dino” Degrange, por su gran capacidad, entusiasmo y meticulosidad para trabajar en el campo, en la mesa de disección y en la computadora. Parte de la tesis se la debo a él, incluida su ayuda en las campañas y su creatividad en la confección de imágenes y diseño de la portada.

A Roxana Aramburú, Juan José Rustán, “Cachito” Hector R. Muñoz, “El Martillero” Ricardo Herrera, Nicolás Quinteros, Cristina D'Andrea, José Picans, M. Eugenia Romero Lebrón, Santiago Scarcella y Nicolás F. Muscolo por la valiosa ayuda en la obtención de los ejemplares.

Al Dr. Claudio G. Barbeito por recibirme en su laboratorio. A M. Alicia Flamini y Rubén Mario por su asistencia en la realización de los cortes histológicos y toma de

fotografías. Y a M. Cecilia Chiale, colega y amiga, quien me brindó su ayuda en la sección histológica.

A Fernando Galliari, Leandro Alcalde y Jorge Casciotta por sus consejos en la técnica de doble coloración y diafanizado.

A los organismos que me apoyaron económica y/o institucionalmente: Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), Cátedra de Histología y Embriología Animal (FCNyM, UNLP), Cátedra de Histología y Embriología (FCV, UNLP), Cátedra de Reproducción Animal (FCV, UNLP), División Paleontología Vertebrados (FCNyM, UNLP).

A M. Sol Gago, por tantos años de amistad compartidos.

A Nicolás F. Muscolo, por acompañarme en cada momento durante estos años. Y a su familia, los Ungaro-Rizzo, por hacerme formar parte de ella y brindarme su cariño.

A toda mi gran familia. A mis sobrinos Avril, Juana y Marcos: sus sonrisas, curiosidad y amor son lo que más disfruto en la vida. A mis hermanos Joaquín, Ximena, Romina y Evangelina. A mis padres Viviana y Jorge. A mis tíos Vilma y Héctor, y a mis primos Melisa, Juan Ignacio y Santiago. A Ariel, Juan “Tito”, Ángela, Alejandra, Damián, Tatiana, Facundo y Mateo. A mis abuelos Ignacio y Zulema, y a Pedro y Juana, a quienes siempre tengo presente. Todos ellos merecen también una parte de lo que yo pueda lograr y por eso les dedico esta tesis.

Finalmente, sin poder evitarlo, a mis mascotas Santa, Chester y Coto (quien protagoniza la portada!) por su leal compañía.

*"Our real teacher has been and still is the embryo, who is,
incidentally, the only teacher who is always right."*

Viktor Hamburger

ÍNDICE

Resumen	vi
Abstract	ix
Capítulo I. Introducción	1
I.1 Objetivos	3
I.2 Hipótesis de trabajo	4
I.3 Estructura de la tesis	5
Capítulo II. Marco Teórico & Antecedentes	6
II.1 El Orden Psittaciformes y la cotorra <i>Myiopsitta monachus</i>	6
II.1.1 Orígenes, distribución y clasificación sistemática	6
II.1.2 Características generales y anatomía	8
II.1.3 Alimentación y hábitos	9
II.1.4 Reproducción y desarrollo	10
II.2 Embriología y estadios de desarrollo embrionario de Aves	11
II.2.1 Antecedentes en los estadios de desarrollo embrionario de Aves	12
II.3 Evo-Devo y los procesos evolutivos de reprogramación del desarrollo	13
II.3.1 Heterocronía de crecimiento	14
II.3.2 Heterocronía de secuencias	15
II.3.3 Antecedentes en los estudios de heterocronías en Aves	17
II.4 Morfología funcional, miología y miogénesis del complejo cráneo-mandibular	18
II.4.1 El complejo forma-función y la morfología funcional	18
II.4.2 Miología del complejo cráneo-mandibular y antecedentes	19

II.4.3 Miogénesis mandibular y antecedentes	20
Capítulo III. Materiales & Métodos	22
III.1 Material estudiado y nomenclatura anatómica utilizada	22
III.2 Desarrollo embrionario de <i>Myiopsitta monachus</i>	22
III.2.1 Determinación de estadios de desarrollo embrionario	22
III.2.2 Mediciones exomorfológicas y crecimiento	24
III.3 Construcción de la secuencia de osificación y análisis filogenéticos	24
III.3.1 Técnica de doble coloración y diafanizado	24
III.3.2 Secuencia de osificación, método de eventos apareados y “cracking”	25
III.4 Musculatura del complejo cráneo-mandibular de <i>Myiopsitta monachus</i>	28
III.4.1 Disecciones musculares	28
III.4.2 Modelización biomecánica	29
III.4.3 Cálculo del área de sección fisiológica transversal	30
III.4.4 Estimación de la fuerza de mordida	31
III.5 Desarrollo de la musculatura mandibular de <i>Myiopsitta monachus</i>	32
III.6 Traceo evolutivo de novedades morfológicas	33
Capítulo IV. Resultados	34
IV.1 Estadios de desarrollo embrionario de <i>Myiopsitta monachus</i>	34
IV.1.1 Descripción de los estadios de desarrollo embrionario	34
IV.1.2 Masas corporales, mediciones exomorfológicas y curvas de crecimiento	37
IV.2 Secuencias de osificación de Aves y heterocronías	38
IV.2.1 Descripción de la secuencia de osificación de <i>Myiopsitta monachus</i>	39
IV.2.2 Eventos apareados	41
IV.2.3 Método “cracking” de eventos apareados	41
IV.3 Musculatura mandibular de <i>Myiopsitta monachus</i>	44
IV.3.1 Descripción de la musculatura mandibular	44
IV.3.2 Modelización biomecánica, área de sección fisiológica transversal y fuerza de mordida	46
IV.4 Miogénesis mandibular de <i>Myiopsitta monachus</i>	47

IV.5 Reconstrucción ancestral de las novedades evolutivas	49
Capítulo V. Discusión	50
V.1 Desarrollo embrionario de <i>Myiopsitta monachus</i> y comparación con otras Aves	50
V.1.1 Comparación entre los estadios de desarrollo de <i>Myiopsitta monachus</i> y otras Aves	50
V.1.2 Adquisición de la disposición zigodáctila de los dígitos del miembro posterior en <i>Myiopsitta monachus</i> y otros Psittaciformes	52
V.1.3 Comparación de mediciones morfológicas y crecimiento entre <i>Myiopsitta monachus</i> y otras Aves	53
V.2 Esqueletogénesis de <i>Myiopsitta monachus</i> y heterocronías de secuencias	54
V.2.1 Esqueletogénesis de <i>Myiopsitta monachus</i>	54
V.2.2 Análisis filogenético de las secuencias de osificación	56
V.3 Musculatura mandibular de <i>Myiopsitta monachus</i> y otros Psittaciformes	60
V.3.1 Anatomía comparada de la musculatura mandibular	60
V.3.2 Morfología funcional y fuerza de mordida	61
V.4 Miogénesis mandibular de <i>Myiopsitta monachus</i> y otros Psittaciformes	63
V.5 Novedades del complejo cráneo-mandibular de Psittaciformes y evolución	65
V.6 Conclusiones	67
V.6.1 Objetivos logrados	69
V.6.2 Contraste de hipótesis	70
V.6.3 Perspectivas	72
V.7 Publicaciones	73
Bibliografía	74
Anexo Tablas	89
Tabla III.1. Listado de ejemplares de <i>Myiopsitta monachus</i> utilizados	90
Tabla IV.1. Mediciones exomorfológicas en los distintos estadios de desarrollo embrionario de <i>Myiopsitta monachus</i>	96
Tabla IV.2. Orden de osificación de elementos para <i>Myiopsitta monachus</i>	97

Tabla IV.3. Eventos apareados de los elementos óseos de <i>Myiopsitta monachus</i>	100
Tabla IV.4. Listado de caracteres de <i>Myiopsitta monachus</i>	105
Tabla IV.5. Autapomorfias de <i>Myiopsitta monachus</i>	106
Tabla IV.6. Estados de carácter que determinan al clado Psittaciformes	107
Tabla IV.7. Variables de los músculos mandibulares de <i>Myiopsitta monachus</i>	108
Tabla V.1. Fuerza de mordida de <i>Myiopsitta monachus</i> y de otras Aves	109
Anexo Figuras	110
Figura II.1. Estadios de desarrollo embrionario normal de <i>Gallus gallus domesticus</i> de Hamburger & Hamilton (1951)	111
Figura II.2. Tipos de heterocronías de crecimiento propuestas por Reilly et al. (1997)	112
Figura III.1. Medidas en embriones de <i>Myiopsitta monachus</i>	113
Figura III.2. Método de eventos apareados	114
Figura III.3. Relaciones de parentesco de los principales clados de Neornithes	115
Figura III.4. Método de “cracking” de eventos apareados: reconstrucción de los estados de carácter de los nodos ancestrales	116
Figura III.5. Método de “cracking” de eventos apareados: cálculo de CR, CRT, CAT y J	117
Figura III.6. Sistema de palancas del cierre de la mandíbula y máximo ángulo de apertura del pico	118
Figura III.7. Modelización biomecánica y brazos de momento	119
Figura III.8. Filogenia de Psittaciformes	120
Figura IV.1. Estadios de desarrollo embrionario 1-8 de <i>Myiopsitta monachus</i>	121
Figura IV.2. Estadios de desarrollo embrionario 9-19 de <i>Myiopsitta monachus</i>	122
Figura IV.3. Estadios de desarrollo embrionario 20-25 de <i>Myiopsitta monachus</i>	123
Figura IV.4. Estadios de desarrollo embrionario 27-34 de <i>Myiopsitta monachus</i>	124
Figura IV.5. Estadios de desarrollo embrionario 35-40+ de <i>Myiopsitta monachus</i>	125
Figura IV.6. Correlación y regresión lineal de medidas de embriones	126
Figura IV.7. Ejemplares diafanizados y doblemente coloreados de <i>Myiopsitta monachus</i> : columna vertebral, cinturas y miembros	127
Figura IV.8. Ejemplares diafanizados y doblemente coloreados de <i>Myiopsitta monachus</i> : cráneo, mandíbula y aparato hioideo	128

Figura IV.9. Patrones de distribución de los estados de carácter en filogenia de Aves	129
Figura IV.10. Eventos sinapomórficos de los nodos ancestrales y terminales de la filogenia de Aves	130
Figura IV.11. Músculos mandibulares de <i>Myiopsitta monachus</i>	131
Figura IV.12. Esquemas del sistema músculo-esquelético del complejo cráneo-mandibular de <i>Myiopsitta monachus</i> con orígenes e inserciones musculares	132
Figura IV.13. Cortes histológicos de <i>Myiopsitta monachus</i> estadios 24-27	133
Figura IV.14. Cortes histológicos de <i>Myiopsitta monachus</i> estadios 27-29	134
Figura IV.15. Cortes histológicos de <i>Myiopsitta monachus</i> estadios 29-31	135
Figura IV.16. Cortes histológicos de <i>Myiopsitta monachus</i> estadio 34	136
Figura IV.17. Cortes histológicos de <i>Myiopsitta monachus</i> estadios 36-38	137
Figura IV.18. Cortes histológicos de <i>Myiopsitta monachus</i> estadio 38 y pichones	138
Figura IV.19. Reconstrucción del estado ancestral del <i>arcus suborbitalis</i>	139
Figura IV.20. Reconstrucción del estado ancestral del <i>m. pseudomasseter</i>	140
Figura IV.21. Reconstrucción del estado ancestral del <i>m. ethmomandibularis</i>	141

RESUMEN

El objetivo de la presente tesis es reconocer procesos evolutivos de reprogramación al estudiar el desarrollo embrionario, determinar secuencias de osificación y de diferenciación muscular en Psittaciformes en un contexto filogenético apropiado y explorar de qué manera dichos patrones pueden correlacionarse con estrategias adaptativas. Se toma como modelo a la cotorra *Myiopsitta monachus* y se focaliza en las novedades morfológicas del complejo cráneo-mandibular y en la altricialidad características de los Psittaciformes.

La biología evolutiva del desarrollo (Evo-Devo) busca identificar mecanismos del desarrollo que provocan cambios evolutivos y la aparición de estructuras morfológicas novedosas. En ella confluyen la biología del desarrollo, la morfología comparada y los estudios evolutivos. Al comparar trayectorias ontogenéticas pueden reconocerse procesos evolutivos de reprogramación (heterocronía, heterometría, heterotopía y heterotipia), responsables de la generación de variaciones. En el campo de la ornitología, la base para efectuar las comparaciones la proporcionan los estadios de desarrollo embrionario normal de la gallina *Gallus gallus domesticus*. Pocos investigadores se han dedicado al desarrollo de las aves en general y de los Psittaciformes en particular y ninguno incluye a representantes de los psitácidos Neotropicales.

El complejo cráneo-mandibular de los Psittaciformes presenta novedades morfológicas que incluyen la presencia de un *arcus suborbitalis* osificado que limita ventralmente la órbita y los músculos mandibulares aductores *ethmomandibularis* y *pseudomasseter*. Si bien la forma general de los cráneos de Psittaciformes es homogénea, existe una variación relacionada con la combinación de diferentes estados de carácter de dos de las estructuras apomórficas, que no se desarrollan en todas las especies del clado: el *arcus suborbitalis* y el *m. pseudomasseter*. En el marco de la morfología funcional se busca establecer la posible relación entre la forma del complejo cráneo-mandibular y su significado funcional en la

alimentación, postulándose que la capacidad de los Psittaciformes de alimentarse de semillas y frutos está vinculada con la presencia de las novedades evolutivas mencionadas que les otorgan la capacidad de generar elevadas fuerzas de mordida.

Con el fin de evidenciar heterocronías de crecimiento, se identificaron y describieron 41 estadios del desarrollo embrionario para *Myiopsitta monachus* en base a caracteres exomorfológicos y se compararon con los estadios de desarrollo de *Gallus gallus domesticus*. La curvatura ventral de la maxila y la retroversión del dígito IV de miembros posteriores, distintivos de los Psittaciformes, se observaron previo a la eclosión. Se postula que las variaciones presentes en la trayectoria de desarrollo de *Myiopsitta monachus*, relacionadas con la aparición de los primordios de las plumas, el grado de desarrollo diferencial de los miembros y las longitudes del pico y del dígito III de miembros posteriores, son consecuencia de una combinación de heterocronías de post-desplazamiento, aceleración y desaceleración.

Con el propósito de reconocer heterocronías de secuencias y mediante la técnica de coloración diferencial de cartílagos y huesos y el diafanizado de ejemplares, se determinó la secuencia de osificación de *Myiopsitta monachus*. La misma muestra un patrón general similar al descrito para otras Aves. Los miembros posteriores finalizan su osificación antes que los miembros anteriores, condición que podría vincularse con la altricialidad. Al igual que otras aves altriciales que presentan un menor grado de osificación y esqueletos retardados respecto de las aves precociales, parte de los elementos no están osificados al momento de la eclosión. Se seleccionaron además especies representativas de los distintos grupos de Aves de los cuales se conoce la secuencia de osificación y se aplicó el método de eventos apareados y el mapeo de caracteres en una filogenia preestablecida para establecer el grado de conservación de las secuencias. Aproximadamente el 80% de los estados de carácter exhibe una distribución homogénea, reafirmando que la secuencia de osificación de las Aves es en gran parte conservada. También se aplicó el método filogenético “cracking” de eventos apareados para la identificación de cambios sinapomórficos. Los resultados revelan un elevado número de heterocronías a lo largo de la historia filogenética, pero no fue posible establecer una asociación evidente con los aspectos funcionales o de tamaño y/o entre las aves precociales y altriciales. En la secuencia de *Myiopsitta monachus* ocurre el adelantamiento de los *ossa ectethmoidale* y *mesethmoidale*, huesos que conforman el sitio de origen del *m. ethmomandibularis*, y su adelantamiento podría corresponderse con la hipótesis de la

importancia funcional de los elementos que propone que éstos osificarán antes en la secuencia. Asimismo, ocurren adelantamientos de algunos huesos del aparato hioideo, que podrían estar relacionados con el desarrollo de la lengua y su rol en la manipulación de los alimentos en los Psittaciformes, lo que podría corresponderse con la hipótesis de la importancia funcional y/o la hipótesis del tamaño, que sugiere que el tiempo de inicio de formación de un órgano en el embrión está relacionado con su tamaño en el adulto.

Para comprender las potencialidades funcionales y estructurales del complejo cráneo-mandibular en *Myiopsitta monachus* se llevó a cabo un enfoque múltiple que incluyó disecciones y descripciones musculares, el cálculo del área de sección fisiológica transversal muscular, un análisis biomecánico y la estimación de la fuerza de mordida. La fuerza de mordida máxima para *Myiopsitta monachus* es de 16,74 Newton y la fuerza de mordida relativa a la masa corporal es notablemente mayor que la de la mayoría de las Aves.

La presencia y/o el grado de desarrollo de las novedades morfológicas son variables entre las distintas especies de Psittaciformes. En *Myiopsitta monachus* el *m. ethmomandibularis* se encuentra presente con dos vientres, el *m. pseudomasseter* presenta una condición poco desarrollada, el *arcus suborbitalis* está ausente y en su lugar el *processus orbitalis* elongado del *os lacrimale* y el *ligamentum suborbitale* cierran la órbita. El estudio de la miogénesis mandibular mediante técnicas histológicas clásicas permite proponer que el surgimiento de los músculos *m. ethmomandibularis* y *m. pseudomasseter* se produce como resultado de un proceso de heterotipia y las variaciones en el grado de desarrollo del *m. pseudomasseter* como producto de un proceso heterocrónico de post-desplazamiento para *Myiopsitta monachus*, respecto de taxones basales de Psittaciformes que presentan contrariamente una condición desarrollada.

Además, para determinar si las novedades evolutivas asociadas al aparato trófico evolucionaron de modo independiente o no, se realizó un mapeo de las mismas en una filogenia establecida que abarca a diversos representantes del clado Psittaciformes. Los resultados muestran una distribución heterogénea de los caracteres y sugieren que podrían haber surgido repetidas veces. Finalmente, la reconstrucción del estado ancestral de las novedades morfológicas sugiere que la ausencia del *arcus suborbitalis* y la presencia del *m. pseudomasseter* son las condiciones ancestrales.

ABSTRACT

The aim of this thesis is to recognize developmental reprogramming evolutionary processes by studying embryonic development, ossification sequences and muscle differentiation in Psittaciformes within a phylogenetic context, and to explore how these patterns might correlate with adaptive strategies. The monk parakeet *Myiopsitta monachus* is used as a model. This study is focused on the morphological novelties of the cranio-mandibular complex and on the altriciality, both characteristics of Psittaciformes.

The evolutionary developmental biology (Evo-Devo) seeks to identify developmental mechanisms that cause evolutionary changes and the emergence of novel morphological structures. It brings together several disciplines like developmental biology, comparative morphology and evolutionary studies. By comparing ontogenetic trajectories, developmental reprogramming processes (heterochrony, heterometry, heterotopy and heterotipy) responsible for the generation of variations, can be recognized. The basis for making those comparisons in Aves is provided by the stages of normal embryonic development of the chicken *Gallus gallus domesticus*. Few researchers have been dedicated to the development of birds and Psittaciformes and none includes Neotropical parrots.

Psittaciformes cranio-mandibular complex shows morphological novelties including the ossified *arcus suborbitalis* that ventrally limits the orbit, and the jaw adductor muscles *ethmomandibularis* and *pseudomasseter*. While the general shape of Psittaciformes' skulls is homogeneous, there is a variation related to the combination of different character states of two of these apomorphic structures, which are not developed in all species of the clade: the *arcus suborbitalis* and the *m. pseudomasseter*. The aim of the functional morphology is to establish the relationship between the shape of the cranio-mandibular complex and its functional significance in feeding. In this context, it has been postulated that the ability of

Psittaciformes to feed on seeds and nuts is related to the presence of the mentioned evolutionary novelties that provides the ability to exert high bite forces.

In order to find growth heterochronies, 41 embryonic stages for *Myiopsitta monachus* were identified and described based on external morphological characters, and compared with the stages of *Gallus gallus domesticus*. The distinctive of Psittaciformes ventral curvature of the maxilla and the retroversion of digit IV of the hindlimbs were observed prior to hatching. It is postulated that variations present in the trajectory of development of *Myiopsitta monachus*, related to the appearance of the feathers primordia, the differential development degree of the limbs and the lengths of the beak and the digit III of the hindlimbs, are due to a combination of heterochronies of post-displacement, acceleration and deceleration.

With the aim of recognize sequence heterochronies and by the use of differential staining of cartilage and bone plus clearing technique, the ossification sequence of *Myiopsitta monachus* was determined. Our results show a general pattern similar to that described for other birds. The hindlimbs ossify before forelimbs, condition that could be linked to altriciality. As in other altricial birds exhibiting a lower ossification degree and delayed skeletons relative to precocial birds, some elements are not ossified at hatching. In addition, to establish the conservation degree of the sequences, representative species of different groups of Aves (which ossification sequences were available) were selected and event-pairing method and character mapping on a phylogeny was applied. Approximately 80% of the character states exhibits a homogeneous distribution, reaffirming largely preserved ossification sequences of Aves. Event-pair cracking phylogenetic method was applied to identify synapomorphies. Results reveal a high number of heterochronies along phylogenetic history, but it was not possible to establish a clear association with functional and size aspects and/or between precocial and altricial birds. In the sequence of *Myiopsitta monachus* the *ossa ectethmoidale* and *mesethmoidale* ossify early. These bones provide the origin site of *m. ethmomandibularis* and its early appearance may correspond to the functional importance hypothesis that proposes that this elements ossify earlier. Also, the early appearance of some hyoid apparatus elements occurs. This fact could be related to the development of tongue in Psittaciformes and its role in handling food, and is in concordance with the functional importance hypothesis and/or with the size hypothesis suggesting that the time of onset of an organ formation in the embryo is related to its adult size.

To understand the structural and functional potentialities of the cranio-mandibular complex in *Myiopsitta monachus*, a multi-faceted approach including descriptions and muscle dissections, physiological cross-sectional area measurements, skull biomechanics and bite force estimation was carried out. The maximum bite force for *Myiopsitta monachus* was 16.74 Newton, being its bite force relative to body mass index significantly higher than most Aves.

Within Psittaciformes, the presence and/or development degree of morphological novelties are variable. In *Myiopsitta monachus* the *m. ethmomandibularis* is present and has two bellies, the *m. pseudomasseter* has an undeveloped condition, the *arcus suborbitalis* is absent and in its place the elongated *processus orbitalis* of the *os lacrimale* and the *ligamentum suborbitale* close the orbit. The study of mandibular myogenesis by classical histological techniques suggest the emergence of muscles *m. ethmomandibularis* and *m. pseudomasseter* as a result of a heterotipy process and variations in the development degree of the *m. pseudomasseter* as a product of an heterochrony post-displacement process for *Myiopsitta monachus* regarding basal Psittaciformes having a developed condition.

To determine whether evolutionary novelties associated with trophic apparatus evolved independently or not, a mapping of the traits on a Psittaciformes phylogeny comprising several representative species was done. Results show a heterogeneous characters distribution suggesting they may have evolved repeatedly. Finally, the ancestral state reconstruction of the morphological novelties suggests that the absence of *arcus suborbitalis* and the presence of the *m. pseudomasseter* are the ancestral condition.

CAPÍTULO I

Introducción

La biología evolutiva del desarrollo (Evo-Devo, del inglés *evolutionary developmental biology*) ha revolucionado la comprensión de cómo el desarrollo de organismos ha evolucionado y entre sus principales programas de investigación están la embriología y la morfología comparada (Müller 2007). Fundamentalmente la Evo-Devo busca identificar los mecanismos del desarrollo que provocan cambios evolutivos en los fenotipos y la aparición de patrones y estructuras morfológicas novedosas (Hall 2003). En este marco, el foco recae en la forma orgánica y la evolución se define como el cambio en los procesos del desarrollo.

En la comparación de trayectorias ontogenéticas (e.g. conjunto de procesos involucrados en una secuencia de desarrollo desde un inicio hasta un estado terminal definido) es potencialmente factible reconocer procesos evolutivos de reprogramación (heterocronía, heterometría, heterotopía y heterotipia) responsables de la generación de variaciones (Arthur 2000, 2004). Para efectuar estas comparaciones es necesario disponer de una línea de base y así poder estudiar el desarrollo en otras especies. En el campo de la ornitología, esta base la brinda la discriminación de estadios propuesta originalmente para la gallina *Gallus gallus domesticus* por Hamburger & Hamilton (1951). La gallina (Galliformes) se ubica en la base de todas las hipótesis de parentesco del clado Aves y presenta un desarrollo precocial, donde al eclosionar los pichones tienen los ojos abiertos y están completamente emplumados y capacitados para caminar. Para efectuar comparaciones es importante tener presente que las aves al nacer exhiben diferentes grados de desarrollo basados en la combinación de distintas características morfológicas y comportamentales e implicando menor o mayor dependencia con los progenitores, desde la superprecocialidad a la altricialidad (Starck & Ricklefs 1998).

Una evaluación de la literatura evidencia que pocos investigadores se han dedicado al desarrollo de las aves en general (e.g. Blom & Lilja 2005, Maxwell & Harrison 2008,

Maxwell 2009, Maxwell & Larsson 2009, Mitgutsch et al. 2011, Nagai et al. 2011) y de los Psittaciformes en particular (Tokita 2004, Tokita et al. 2007) y ninguno incluye a representantes de los Psittaciformes Neotropicales. Parte de esta tesis pretende identificar procesos evolutivos de reprogramación en la cotorra *Myiopsitta monachus* y evidenciar heterocronías de crecimiento y de secuencias, con foco en la altricialidad y las novedades morfológicas del complejo cráneo-mandibular, características de los Psittaciformes. Para ello se recurre al establecimiento de los estadios de desarrollo embrionario, a las mediciones exomorfológicas y de crecimiento de embriones, a la determinación de la secuencia de osificación y a la aplicación de métodos filogenéticos de mapeo para el análisis de datos de secuencias y al estudio de la miogénesis mandibular.

El complejo cráneo-mandibular de los Psittaciformes presenta novedades morfológicas que incluyen la presencia de un *arcus suborbitalis* osificado que limita ventralmente la órbita y los músculos mandibulares aductores *ethmomandibularis* y *pseudomasseter* (Zusi 1993). Aunque la morfología general de los cráneos de Psittaciformes es bastante homogénea, existe una variación relacionada con la combinación de diferentes estados de carácter de dos de las estructuras apomórficas mencionadas, que no se desarrollan en todas las especies del clado: el *arcus suborbitalis* y el *m. pseudomasseter* (Zusi 1993, Tokita et al. 2007). Se postula que ambas estructuras constituyen un sistema morfológico y funcional integrado (Zusi 1993) que no está presente en ningún otro grupo de aves. Intuitivamente se tiende a establecer la posible relación entre una estructura dada y su significado funcional en la alimentación debido a que la forma del complejo cráneo-mandibular de las aves tiene una fuerte influencia en la dieta. Se infiere teóricamente que los Psittaciformes pueden alimentarse de semillas y frutos gracias a la posibilidad de generar altas fuerzas de mordida. Hasta el momento estas deducciones funcionales se han hecho únicamente en base a descripciones de la musculatura mandibular (Burton 1974; Zusi 1993; Tokita 2003, 2004; Bhattacharyya 2013). Esta tesis pretende también comprender las potencialidades del complejo cráneo-mandibular en *Myiopsitta monachus* estimando la fuerza de mordida mediante el cálculo del área de sección fisiológica transversal y de un análisis biomecánico, acompañados de una descripción detallada de la musculatura mandibular.

Para determinar además si las novedades evolutivas asociadas al aparato trófico (i.e. *m. ethmomandibularis*, *m. pseudomasseter* y *arcus suborbitalis*) evolucionaron de modo

independiente o no, se realiza un mapeo de las mismas en una filogenia establecida que abarca a diversos representantes del clado Psittaciformes (i.e. Tavares et al. 2006 y Wright et al. 2008).

En síntesis, la presente tesis incluye el estudio del desarrollo a nivel óseo y muscular de Psittaciformes, tomando como modelo a *Myiopsitta monachus*. Se enfoca en el complejo cráneo-mandibular como expresión de las capacidades tróficas, en un contexto filogenético apropiado y empleando diversas herramientas de análisis. Además, representa una importante tentativa para desarrollar y unificar la información proveniente de diversos campos de la biología como la embriología, la anatomía, la morfología funcional y la evolución de este grupo peculiar de Aves. Este estudio convierte a *Myiopsitta monachus* en un excelente organismo para aprender y discutir los alcances de los conceptos teóricos clásicos del desarrollo y ofrece la oportunidad de obtener información (desconocida para otros Psittaciformes) a partir de la cual hacer comparaciones con otras aves.

I.1 Objetivos

Objetivo general

Reconocer procesos evolutivos de reprogramación al estudiar el desarrollo embrionario, determinar secuencias de osificación y de diferenciación muscular en Psittaciformes tomando como modelo a la cotorra *Myiopsitta monachus* en un contexto filogenético apropiado y explorar de qué manera dichos patrones pueden correlacionarse con estrategias adaptativas.

Objetivos específicos

(1) Caracterizar los estadios de desarrollo embrionario de *Myiopsitta monachus* en base a caracteres morfológicos externos.

(2) Establecer la secuencia de osificación y ritmos de desarrollo de los miembros en ejemplares diafanizados (embriones y pichones) de *Myiopsitta monachus*.

(3) Establecer relaciones entre la musculatura del complejo cráneo-mandibular de *Myiopsitta monachus* y sus capacidades tróficas.

(4) Determinar los momentos en que ocurre la diferenciación de los músculos mandibulares en *Myiopsitta monachus*, focalizándose en los *mm. ethmomandibularis* y *pseudomasseter*.

(5) Reconocer posibles eventos de reprogramación comparando los estadios de desarrollo embrionario, la secuencia de osificación y la diferenciación de la musculatura mandibular obtenidas para *Myiopsitta monachus* con las de embriones de otros Psittaciformes y otras Aves.

(6) Reconstruir la evolución de las novedades morfológicas del complejo cráneo-mandibular identificadas en *Myiopsitta monachus* y conocidas en otros miembros del linaje de los Psittaciformes en el marco de filogenias preestablecidas.

I.2 Hipótesis de trabajo

H1. En *Myiopsitta monachus* el *processus orbitalis* del *os lacrimale* se osifica en estadios avanzados de la secuencia de osificación y previo a la eclosión.

H2. En *Myiopsitta monachus* la osificación del *processus orbitalis* del *os lacrimale* ocurre posteriormente al desarrollo del *m. pseudomasseter*.

H3. En *Myiopsitta monachus* los elementos del miembro anterior se osifican posteriormente a los del miembro posterior.

H4. Las novedades evolutivas miológicas del complejo cráneo-mandibular de Psittaciformes (*mm. ethmomandibularis* y *pseudomasseter*) contribuyen a incrementar la fuerza de mordida en comparación con otras Aves.

H5. La presencia de un *m. pseudomasseter* poco desarrollado en *Myiopsitta monachus* se debe a una diferenciación muscular tardía en el desarrollo respecto de Psittaciformes con el *m. pseudomasseter* desarrollado, evidenciándose un proceso heterocrónico.

H6. Mientras que el *m. ethmomandibularis* se encuentra presente en todos los miembros del clado Psittaciformes, el *arcus suborbitalis* y el *m. pseudomasseter* tienen una distribución heterogénea.

I.3 Estructura de la tesis

La presente tesis se desarrolla en cinco capítulos. En el capítulo II se presenta el marco teórico que abarca las características generales del orden Psittaciformes y de la cotorra *Myiopsitta monachus*, una reseña de los estudios en embriología aviana, la designación de estadios del desarrollo embrionario y sus antecedentes en estudios de Aves, el campo de estudio de la Evo-Devo y los eventos de reprogramación del desarrollo incluyendo los estudios de heterocronías de crecimiento y de secuencias y los antecedentes en esta temática, la morfología funcional como disciplina y la miología y miogénesis del complejo cráneo-mandibular y sus antecedentes. En el capítulo III se enumeran los materiales y la obtención y procedencia de los mismos, la nomenclatura anatómica utilizada, las metodologías para el establecimiento de los estadios de desarrollo embrionario y las mediciones exomorfológicas (realización del objetivo 1; base para los objetivos 2, 4 y 5 e hipótesis H1, H2, H3 y H5), la técnica de doble coloración y diafanizado de ejemplares empleada para el establecimiento de la secuencia de osificación y los métodos de eventos apareados y “cracking” (realización de los objetivos 2 y 5; contraste de hipótesis H1, H2 y H3), el análisis de la musculatura mandibular en base a descripciones, una modelización biomecánica y el cálculo del área de sección fisiológica transversal y de fuerza de mordida (realización del objetivo 3, contraste de hipótesis H4, base para el objetivo 6 e hipótesis H6), el estudio de la miogénesis mandibular mediante técnicas histológicas (realización de los objetivos 4 y 5, contraste de hipótesis H2 y H5) y el traceo y la reconstrucción del estado ancestral de las novedades evolutivas del complejo cráneo-mandibular sobre filogenias conocidas (realización del objetivo 6, contraste de hipótesis H6). El capítulo IV incluye los resultados. En el capítulo V se presentan la discusión, las conclusiones finales, los objetivos logrados, el contraste de hipótesis y las perspectivas. Las referencias bibliográficas están incluidas en un apartado a continuación del capítulo V. Finalmente, las tablas y figuras se disponen en orden de aparición y por capítulos en anexos.

CAPÍTULO II

Marco Teórico & Antecedentes

II.1 El Orden Psittaciformes y la cotorra *Myiopsitta monachus*

II.1.1 Orígenes, distribución y clasificación sistemática

Los orígenes del Orden Psittaciformes son aún materia de debate y su historia evolutiva poco conocida (Waterhouse 2006). El fósil más antiguo estaría representado en el registro por una mandíbula del Cretácico tardío (100-70 m.a.) encontrada en Estados Unidos (Stidham 1998). Y, si bien representa el primer fósil que refuerza la hipótesis que las aves modernas (Neornithes) ya estaban presentes en ese período (Stidham 1998), hay controversias respecto de asignarlo o no como un representante de los Psittaciformes (Dyke & Mayr 1999). El registro fósil de los Psittaciformes es escaso y fragmentado (Tambussi 2011) y en la Argentina está restringido al Plioceno tardío de la Región Pampeana, incluyendo a *Nandayus vorohuensis* y ejemplares del género *Cyanoliseus* (Tonni & Noriega 1996, Acosta Hospitaleche & Tambussi 2006, Tambussi 2011).

Probablemente, el centro de evolución y radiación de los Psittaciformes haya sido el sector Australásico de Gondwana (Homberger 1991, Rowley 1997). Presentan una distribución cosmopolita y habitan principalmente selvas tropicales y bosques templados, aunque también sabanas, pastizales y desiertos (Collar 1997). De las aproximadamente 356 especies conocidas (Forshaw 2010), 165 se encuentran en la región Neotropical y 24 en la Argentina (Narosky & Yzurieta 2003), incluyendo a la cotorra *Myiopsitta monachus*.

Las afinidades de los Psittaciformes con otros grupos de Aves son discutidas. En base a caracteres morfológicos, se los ha considerado como grupo cercano a los Columbiformes

(Sibley & Ahlquist 1972, Forshaw 1989) o a los Coliiformes (Berman & Raikow 1982, McKittrick 1991, Mayr & Clarke 2003). Sin embargo, estudios genéticos recientes indican afinidades con los Passeriformes, asignando al nodo Psittaciformes + Passeriformes como grupo hermano de los Falconiformes (Hackett et al. 2008, Yuri et al. 2013, Jarvis et al. 2014, Zhang et al. 2014) y conformando para Suh et al. (2011) los clados denominados “Psittacopasserae” y “Eufalconimorphae” respectivamente. En la clasificación sistemática clásica se reconocen dos únicas familias dentro de los Psittaciformes: la de los Cacatuidae (Calyptorhynchinae + Cacatuinae + Nymphicinae) (Rowley 1997) y la de los Psittacidae (Loriinae + Psittacinae) (Collar 1997). La subfamilia Psittacinae está conformada por nueve tribus incluyendo a los Neotropicales Arini donde se ubica *Myiopsitta monachus* (Collar 1997). En una reciente revisión de la nomenclatura y clasificación de los Psittaciformes, Joseph et al. (2012) sugieren reconocer tres superfamilias dentro del orden: Strigopoidea con dos familias (Strigopidae y Nestoridae), Cacatuoidea incluyendo la familia Cacatuoidea con sus tres subfamilias y Psittacoidea con tres familias (Psittacidae, Psittichasidae y Psittaculidae) conteniendo nueve subfamilias y 11 tribus. Dentro de este esquema, *Myiopsitta monachus* se encuentra dentro de la familia Psittacidae, subfamilia Arinae, aunque considerada como *incertae sedis*.

La cotorra *Myiopsitta monachus* tiene cuatro subespecies: *Myiopsitta monachus luchi* (Finsch 1868), *Myiopsitta monachus monachus* (Boddaert 1783), *Myiopsitta monachus calita* (Jardine & Selby 1830) y *Myiopsitta monachus cotorra* (Vieillot 1818) (Aramburú 1997, Forshaw 2010). Las tres últimas se encuentran presentes en la Argentina y *Myiopsitta monachus calita* y *Myiopsitta monachus monachus* en la provincia de Buenos Aires (Aramburú 1997, Forshaw 2010). *Myiopsitta monachus monachus* es la que se distribuye más ampliamente (Pezzoni et al. 2009), habita desde Bolivia central hasta el centro de la Argentina (Collar 1997, Forshaw 2010) y se la puede encontrar en tierras bajas, bosques abiertos, sabanas, cerca del curso de los ríos y también asociado a viviendas humanas (Aramburú 1997, Aramburú & Corbalán 2000). Presenta una gran plasticidad para ocupar regiones con diversas condiciones climáticas y fue introducida como ave de jaula en Estados Unidos y Europa (Aramburú 1995, 1997). En los últimos años, su distribución se extendió notablemente debido a la expansión de los árboles de eucaliptus (lugar de preferencia para nidificar) y a la disponibilidad de alimento facilitada por los cultivos (Bucher & Aramburú 2014).

II.1.2 Características generales y anatomía

Los Psittaciformes son uno de los órdenes más homogéneos de Aves (Dyke & Mayr 1999, Forshaw 2010) y uno de los más fácilmente reconocibles (Waterhouse 2006). Se distinguen por presentar plumajes coloridos, picos robustos y curvados ventralmente, la zigodactilia, las capacidades cognitivas y de imitación y el desarrollo altricial de los pichones (ver más adelante). Son aves longevas y su tamaño varía desde 8 cm en los loros pigmeos (género *Micropsitta*) hasta los 100 cm en el guacamayo azul o Jacinto (género *Anodorhynchus*) (Collar 1997, Forshaw 2010).

El plumaje de los Psittaciformes es colorido, predominantemente verde (exceptuando en las cacatúas) y combinado con otros colores (e.g. azul, rojo y amarillo), realizan una muda anual y en general no hay dicromatismo sexual, exceptuando algunas especies (e.g. *Eclectus roratus*) (Collar 1997, Forshaw 2010). Particularmente *Myiopsitta monachus* es un psitácido de tamaño mediano, mide 28-29 cm y pesa entre 90 y 140 g (Collar 1997), su plumaje es mayormente verde con la frente, garganta y el vientre ceniciento, remeras azules y pico anaranjado (Collar 1997, Narosky & Yzurieta 2003, Forshaw 2010), aunque pueden presentar mutaciones de color (Forshaw 2010).

La anatomía general de la cabeza de los Psittaciformes es grande y ancha con cuello corto (Collar 1997). Presentan picos robustos, cortos y de base ancha, pseudoproquinéticos, maxila curvada ventralmente y mandíbula con borde cortante, procesos o arcos suborbitales osificados y musculatura mandibular y de la lengua desarrolladas (Collar 1997, Rowley 1997, Tokita 2003, Forshaw 2010).

Los Psittaciformes se caracterizan además por poseer tarsometatarsos cortos y una disposición zigodáctila de los dígitos (II y III hacia adelante, I y IV hacia atrás) en miembros posteriores. La zigodactilia les otorga habilidades manipulativas y les permite desplazarse con facilidad en el suelo, perchar, mantenerse colgados de los miembros posteriores y trepar mientras que el pico actúa como tercer punto de apoyo (Rowley 1997, Carril et al. 2014a). La capacidad de mantenerse colgados de los miembros posteriores es restringida a pocas aves, entre ellas Psittaciformes, Coliiformes (Berman & Raikow 1982) y algunos Passeriformes (Moreno 1990) y es consecuencia en parte de la particular anatomía y la capacidad de generación de fuerzas elevadas de los músculos flexores del tarsometatarso (i.e. *m. tibialis cranialis* y *m. fibularis brevis*) en comparación con otras aves (Carril et al. 2014a). Además,

otras particularidades de la musculatura de los Psittaciformes (i.e. *m. fibularis brevis* que también actúa rotando medialmente el tarsometatarso, gran proporción de masa muscular de los flexores de los dígitos, conexión entre el *m. flexor digitorum longus* y el *m. flexor hallucis longus* mediante un *vinculum* tendinoso y rama tendinosa que el *m. extensor digitorum longus* envía al hallux) favorecen las habilidades manipulativas y de control fino, útiles en la locomoción arbórea y en la alimentación (Carril et al. 2014a).

II.1.3 Alimentación y hábitos

En base a la dieta, los Psittaciformes pueden clasificarse en granívoros, florívoros, frugívoros, nectarívoros u omnívoros (Koutsos et al. 2001) y pocas especies pueden tener comportamientos carroñeros (e.g. kaka y kea del género *Nestor*) (Collar 1997). Son importantes dispersores de semillas y se postula que consumen además minerales con el objetivo de contrarrestar los efectos de los componentes tóxicos de algunos frutos (Collar 1997). La dieta de *Myiopsitta monachus* es principalmente granívora e incluye a semillas, frutos y anteras florales de las familias Asteraceae, Poaceae, Cyperaceae y Caryophyllaceae (Aramburú 1997b, Pezzoni et al. 2009). Son además plaga de plantaciones de girasol, maíz y en menor medida de sorgo, trigo y avena (Aramburú & Bucher 1999). Sin embargo, los adultos consumen especies exclusivamente silvestres durante la época reproductiva y con ellas alimentan a los pichones (Aramburú & Corbalán 2000).

Los Psittaciformes son diurnos, excepto el perico nocturno (*Geopsittacus occidentalis*) y el kakapo (*Strigops habroptilus*) (Collar 1997, Forshaw 2010). Son capaces de realizar vuelos fuertes con aleteos rápidos y superficiales, y la mayoría de las especies son sedentarias, aunque con migraciones parciales, dispersas e irregulares (Collar 1997, Forshaw 2010). Viven usualmente en comunidades formadas por varias familias, donde los aprendizajes, los descansos, la alimentación y el acicalamiento conforman actividades sincronizadas (Collar 1997) y que favorecen la protección frente a predadores (Collar 1997). *Myiopsitta monachus* es un ave altamente gregaria y con una organización social compleja (Navarro et al. 1992), nidifican comunalmente, los pares son la unidad fundamental de la estructura social y existe una dominancia jerárquica en los grupos (Eberhard 1998, Hobson et al. 2014).

Los Psittaciformes son capaces de emitir sonidos poco melódicos, cortos, agudos y fuertes (Collar 1997, Forshaw 2010). La complejidad de los sistemas de comunicación y la

variedad en el repertorio de sonidos está asociada al grado de sociabilidad (Collar 1997) y juegan un rol importante en la coordinación de las distintas actividades (Martella & Bucher 1990). En *Myiopsitta monachus* pudieron distinguirse once vocalizaciones, entre ellas: amenaza, alarma, vuelo, contacto, aislamiento, acicalamiento, parloteo, sufrimiento, llegada al nido, pedido de comida, y alimentación en pichones y juveniles (Martella & Bucher 1990).

Los Psittaciformes presentan habilidades cognitivas, de comunicación y la capacidad de “hablar” o imitar el lenguaje humano y otros sonidos. Estos son posibles gracias a la presencia de cerebros relativamente más grandes en función a su masa corporal que otras Aves no-Passeriformes (Iwaniuk & Hurd 2005, Iwaniuk et al. 2005, Carril et al. 2015), al desarrollo y movilidad de la lengua, a los movimientos de apertura del pico y a los cambios en la longitud de la tráquea que desempeñan un rol fundamental en la modulación de la resonancia del tracto vocal (Ohms et al. 2012).

II.1.4 Reproducción y desarrollo

En relación a la reproducción, los Psittaciformes son generalmente monógamos durante toda la vida, excepto por el kea (*Nestor notabilis*) y el kakapo (*Strigops habroptilus*) (Collar 1997). Anidan en huecos de árboles, barrancas o termiteros (Collar 1997, Forshaw 2010). La puesta, que puede ser más de una por época reproductiva, es de huevos blancos y pequeños que depositan cada dos días (hasta 11 huevos), con largos períodos de incubación (entre 20 y 30 días) (Collar 1997). El cuidado parental se lleva a cabo por ambos sexos con roles definidos para cada uno. Los pichones son altriciales y nidícolas: nacen desnudos, con los ojos cerrados y el pichón permanece en el nido hasta más de 60 días luego de la eclosión (Collar 1997).

De todos los Psittaciformes, *Myiopsitta monachus* es el único que construye nidos comunales de ramas entrelazadas con entradas separadas para cada pareja (Collar 1997). Los nidos pueden ser contruidos en árboles de eucaliptus, tala, palmeras, molinos y son utilizados como cámaras de cría durante los meses reproductivos y como dormitorios durante el resto del año (Navarro et al. 1992, Aramburú 1996). Son sexualmente polígamos (Martínez et al. 2013) aunque establecen parejas y el macho es el responsable de la mayor parte de la construcción y mantenimiento del nido además de proveer el alimento a la hembra durante la incubación y a los pichones durante los primeros días de nacidos (Eberhard 1998). Los huevos son pequeños,

blancos y miden 3 cm de longitud aproximadamente (Aramburú 1996). El tamaño de la nidada es de 4-8 huevos, uno depositado cada dos días y el período de incubación es de 24 días (Aramburú 1996). Los pichones altriciales eclosionan con los ojos cerrados, cubiertos con pocos plumones amarillentos y son capaces de abandonar el nido a los 40 días de edad (Aramburú 1997, Eberhard 1998).

II.2 Embriología y estadios de desarrollo embrionario de Aves

La relación entre ontogenia y filogenia fue motivo de debate constante en el campo de la biología (Gould 1977, Hopwood 2007). Karl Ernst von Baer en su obra “Sobre la embriología de los animales” (*Über Entwicklungsgeschichte der Thiere*, 1828) conocida por proponer la teoría epigenetista del desarrollo fue quien dividió el desarrollo de la gallina en 21 días comparables en base a la variación embriológica individual (Baer 1828, en Hopwood 2007). Ernst Haeckel, en base a estudios de desarrollo e influenciado por el paradigma darwiniano, difunde en el año 1866 la después desacreditada “ley biogenética” que propone que la ontogenia recapitula los estadios adultos de la filogenia (Gould 1977, Hopwood 2007). Posteriormente, entre los años 1897 y 1938, el anatomista alemán Franz Keibel, continuando el trabajo de His (1880) y Oppel (1891), editó una serie de 16 volúmenes conteniendo láminas con ilustraciones del desarrollo normal de embriones de vertebrados (*Normentafeln zur Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere*) e incluyendo a la gallina (His 1880, Oppel 1891, Keibel & Abraham 1900, en Hopwood 2007). Las láminas, aunque carentes de teoría descriptiva y de difícil utilización en la práctica, constituyeron una respuesta parcial a los problemas entre la ontogenia y la filogenia en las posteriores investigaciones.

Los grandes descubrimientos en el desarrollo de la gallina han tenido relevancia en el estudio de otros vertebrados y muchos de ellos han dado lugar a importantes cambios en la comprensión del desarrollo en sí mismo (Bellairs & Osmond 2005). Un ejemplo es el descubrimiento de Heinz Christian Pander de las tres capas germinales en la gallina y extrapoladas al resto de los vertebrados por von Baer (Bellairs & Osmond 2005).

A mediados del siglo XX Hamburger & Hamilton (1951) discriminaron detalladamente en 46 etapas cronológicas la morfología externa de los estadios de desarrollo

embrionario normales de la gallina *Gallus gallus domesticus* (Figura II.1). Los estadios son arbitrarios y artificiales (Ricklefs & Starck 1998) y están basados en una serie de “eventos” o características morfológicas externas del embrión, que definen cada estadio y lo diferencian de otros (Bininda-Emonds et al. 2002). Los caracteres morfológicos varían durante el desarrollo, por ejemplo, los primeros estadios se basan en el desarrollo del tubo neural y el número de somitos, mientras que los estadios posteriores en la aparición de los miembros, las plumas, la podoteca, la ranfoteca y los párpados (Ricklefs & Starck 1998). Los estadios de Hamburger & Hamilton (1951) han sido ampliamente aplicados como modelo para responder varias preguntas del desarrollo como la migración de células germinales, las interacciones celulares y moleculares, la morfogénesis de diversos órganos y la producción de aves transgénicas y quimeras (Le Douarin & Dieterlen-Lièvre 2013).

Para la ciencia contemporánea, la biología del desarrollo es inimaginable sin la definición de los estadios normales (Hopwood 2007). Los estadios que definen y dividen cronológicamente el desarrollo embrionario conforman en la actualidad una herramienta fundamental para investigaciones que persiguen la resolución de interrogantes sobre el desarrollo, la evolución y la conservación. El interés en el desarrollo de las aves resurgió hace una década de la mano de la Evo-Devo (véase más adelante en este mismo capítulo) que tiene como objetivo comprender los mecanismos que gobiernan la evolución del desarrollo.

II.2.1 Antecedentes en los estadios de desarrollo embrionario de Aves

El desarrollo embrionario (total o parcial) se conoce de pocas aves precociales o semiprecociales, en particular de aves de corral y/o especies de importancia comercial o económica como las gallinas, codornices y otras Phasianidae y patos (e.g. Fant 1957, Rempel & Eastlick 1957, Koecke 1958, Mun & Kosin 1960, Phillips & Williams 1964, Hendrickx & Hanzlik 1965, Kaltofen 1971, Press 1974, Dupuy et al. 2002, Ainsworth et al. 2010, Ramteke et al. 2013). Pocos trabajos han descrito todas o algunas de las etapas de desarrollo de aves silvestres como por ejemplo el tero *Vanellus cristatus* (Grosser & Tandler 1909), el cormorán de Brandt *Phalacrocorax penicillatus* (Price 1938), el pingüino de Adelia *Pygoscelis adeliae* (Herbert 1967), el halconcito colorado *Falco sparverius* (Bird et al. 1984), el capuchino culiblanco *Lonchura striata* (Yamasaki & Tonosaki 1988), la lechuza de campanario *Tyto alba* (Köppl et al. 2005), la cigüeñuela negra *Himantopus novaezelandiae* (Browne 2006), el

emú *Dromaius novaehollandiae* (Nagai et al. 2011) y la paloma doméstica *Columba livia* (Olea & Sandoval 2012).

En relación al conocimiento sobre el desarrollo embrionario de Psittaciformes, los trabajos son escasos, incompletos, limitados a especies australianas y africanas y en ningún caso incluye a Psittaciformes Neotropicales. Braun (1879), Keibel (1901) y Abraham (1901) fueron los primeros en estudiar y describir los embriones del periquito común *Melopsittacus undulatus*. Además, Mebes (1984) realizó observaciones de la embriogénesis del inseparable de Namibia *Agapornis roseicollis*, y Tokita (2004) una descripción breve y superficial de las últimas etapas de desarrollo (estadio 17 en adelante) de un miembro de la familia Cacatuidae, la cacatúa ninfa *Nymphicus hollandicus*.

II. 3 Evo-Devo y los procesos evolutivos de reprogramación del desarrollo

La biología evolutiva del desarrollo tiene su origen en la morfología de finales del siglo XIX (Gilbert 2003) y proporciona un marco teórico sintético para diversas disciplinas donde confluyen la biología del desarrollo, la morfología comparada y los estudios evolutivos (Abdala 2015). Este programa de investigación se consolidó como una nueva área de estudio durante la década de 1990 y propuso como uno de sus principales objetivos integrar el estudio de los procesos micro y macroevolutivos con los propios del desarrollo ontogenético de los organismos (Rendón & Folguera 2014). Este campo de estudio principalmente incluye a la genética evolutiva del desarrollo, a la embriología y morfología comparadas y a la biología evolutiva ecológica del desarrollo (Eco-Evo-Devo) (Rendón & Folguera 2014). En el marco de la embriología y la morfología comparadas se abordan fenómenos tales como innovaciones evolutivas, heterocronías y restricciones (*constraints*) centrados en el análisis de cambios morfológicos entre especies (Rendón & Folguera 2014), desde el nivel molecular al organismo en su totalidad y desde una perspectiva histórica a una funcional (Fabrezi 2012). Se sostiene además que la variación morfológica es la herramienta más concluyente para interpretar la evolución de los fenotipos y su diversificación (Fabrezi et al. 2014).

Los intentos de vincular la evolución y el desarrollo han sido objeto de discusiones durante más de un siglo (Gould 1977; Alberch et al. 1979; Smith 2001, 2003). Arthur (2000,

2004) identifica cuatro procesos evolutivos que pueden generar variación y que son los responsables de la reprogramación durante el desarrollo (*developmental reprogramming*). Estos son: (1) la heterocronía, que involucra a los cambios en el tiempo o a las tasas de eventos y/o procesos del desarrollo que subyacen a la formación de los caracteres morfológicos; (2) la heterometría, que implica una modificación en la cantidad de desarrollo de una parte de un organismo con respecto a la de otro organismo; (3) la heterotopía, cuando cambia el lugar de desarrollo de una parte de un organismo con respecto a la de otro organismo, es decir, cuando una estructura se desarrolla en una posición inusual a la del plan corporal y (4) la heterotipia, como único proceso generador de novedades morfológicas. Las novedades morfológicas se definen como un nuevo elemento estructural en un plan corporal que no tiene homología en el antecesor ni en el mismo organismo (Müller & Wagner 1991). Ninguno de estos procesos suceden independientemente y los cambios que se producen durante el desarrollo pueden ser producto de una mezcla de dos o más procesos (Arthur 2000, 2004). Mientras que los procesos de heterocronía y heterotopía ya han sido extensamente estudiados desde Ernst Haeckel a fines del siglo XIX (Hall 2003), los de heterometría y heterotipia son introducidos y definidos hace poco más de una década por Arthur (2000).

En los estudios de desarrollo, tiene particular importancia determinar los límites de una trayectoria ontogenética, entendida ésta como el conjunto de procesos involucrados en una secuencia de desarrollo desde el inicio (e.g. formación de la cigota) hasta el estado terminal (e.g. tasa de crecimiento cero, eclosión o madurez sexual). Las variaciones en el desarrollo pueden involucrar tanto a caracteres individuales como al organismo completo. En una trayectoria ontogenética, los procesos de reprogramación más comunes son los de heterocronía y se reconocen dos tipos: la heterocronía de crecimiento, que está ligada a la forma y tamaño y puede solaparse eventualmente con casos de alometría (Gould 1977, Alberch et al. 1979, Reilly et al. 1997) y la heterocronía de secuencias, que busca cambios temporales en los eventos de la serie que caracteriza al desarrollo (Smith 2001, 2003).

II.3.1 Heterocronía de crecimiento

La heterocronía de crecimiento y su importancia en relacionar la evolución con la embriología fue destacada inicialmente por Gavin De Beer en 1954, quien demostró que los caracteres cambian su orden de aparición en la ontogenia de los embriones de los

descendientes en comparación con los ancestros y que algunas de las características persisten por más tiempo que otras (Gilbert 2003). Posteriormente, Gould (1977) propuso un modelo de reloj con los parámetros forma, tamaño y tiempo para representar los clásicos seis tipos de perturbaciones o heterocronías que generan variaciones durante el desarrollo de los organismos respecto de la ontogenia ancestral. Alberch et al. (1979) simplifican las descripciones de Gould y proponen ocho tipos de cambios heterocrónicos representados en gráficos de ejes cartesianos. Sin embargo, estos modelos han generado interpretaciones confusas sobre la heterocronía entre los biólogos evolutivos por varias razones: los términos han sido utilizados de manera incompatible, la forma terminal ha sido definida a partir de ontogenias reproductivas, los patrones y procesos se han confundido y porque los modelos se limitan a patrones filogenéticos (comparaciones interespecíficas) pero también han sido utilizados para las comparaciones intraespecíficas (Reilly et al. 1997). Con el objeto de reducir estos inconvenientes y dado que la heterocronía incluye a la mayor parte de la variación morfológica, Reilly et al. (1997) propusieron seis procesos que resultan de los cambios en la tasa, inicio y finalización de las trayectorias de desarrollo (Figura II.2). Estos incluyen: aceleración y desaceleración (en reemplazo de la neotenia), que implican un aumento o disminución de la velocidad del desarrollo somático; hipermorfosis e hipomorfosis (en reemplazo de progénesis), que implican el crecimiento prolongado o reducido en el tiempo; y pre-desplazamiento y post-desplazamiento, que implican el comienzo temprano o tardío del crecimiento de una estructura. Estos procesos pueden producir rasgos pedomórficos (truncados), peramórficos (extendidos) o isomórficos (iguales) al comparar dos trayectorias ontogenéticas (Reilly et al. 1997). Los aspectos a tener en cuenta en el análisis de heterocronías implican que: (1) las heterocronías involucran el desarrollo de caracteres y no de todo el organismo, (2) se debe asumir que se cuenta con una medida o descriptor del carácter en estudio, (3) se debe asumir algún parámetro temporal, (4) se debe asumir una trayectoria ontogenética, (5) se debe asumir una hipótesis filogenética, y (6) se debe asumir la independencia de rasgos somáticos y reproductores (Reilly et al. 1997).

II.3.2 Heterocronía de secuencias

El desarrollo embrionario puede ser entendido como un proceso continuo de cambios morfológicos que pueden tratarse como una serie de eventos discretos del desarrollo (Bininda-

Emonds et al. 2002). La heterocronía de secuencias estudia los cambios en el orden de la ocurrencia de eventos entre taxones (Smith 2001, Bininda-Emonds et al. 2002). Recientemente se han incrementado los estudios de heterocronías de secuencias en un contexto filogenético explícito que involucra muchos tipos de eventos (celulares, moleculares, genéticos y morfológicos) y que permiten comprender las bases de los cambios evolutivos en el desarrollo (Bininda-Emonds et al. 2002, Smith 2003).

En los años '90 se propuso el método de eventos apareados (*event-pairing*) para estudiar heterocronías de secuencias en el desarrollo embrionario de vertebrados (Mabee & Trendler 1996, Smith 1997, Velhagen 1997). Este método permite estandarizar la ontogenia de los organismos en una serie de eventos independientemente del tamaño o el tiempo (Smith 2001). Para cada taxón se debe disponer de un grupo de ejemplares sobre los cuales se definen los eventos homólogos del desarrollo a comparar y que deben ordenarse por edad, tamaño y/o estadio (Smith 1997, 2001). Los “eventos” a definir varían según las hipótesis de trabajo y pueden ser la expresión de una proteína, la diferenciación de un tejido o de un hueso, o la integración de muchos eventos en un único análisis, entre otros (Smith 2001, 2003). Posteriormente se definen los “eventos apareados” al construirse una matriz que exprese el tiempo de aparición de cada evento en función a los demás. Los “caracteres” resultantes pueden analizarse para examinar patrones de cambio en un contexto filogenético (Smith 2001). La heterocronía se reconoce cuando en la secuencia, la posición de un evento cambia en relación al de otro al comparar un taxón con la condición ancestral o taxón hermano (Smith 1997, 2001). Las ventajas del método incluyen la estandarización del desarrollo sin tener en cuenta el tiempo o la edad de los organismos y la comparación de eventos de todo tipo (además del tamaño y la forma) que pueden ser analizados en conjunto y entre varios taxones al mismo tiempo (Smith 2001).

Existen dos métodos utilizados para analizar los datos de secuencias de desarrollo: los fenéticos que incluyen enfoques gráficos y estadísticos y analizan únicamente a las diferencias y similitudes entre taxones terminales, aunque no funcionan bien con un gran número de taxones ya que pueden realizar comparaciones entre únicamente dos taxones, sólo los taxones que dispongan de todos los eventos a analizar pueden ser incluidos y no analizan el contexto evolutivo; y los filogenéticos que analizan un gran conjunto de datos simultáneamente, proporcionan estimaciones nodales de secuencias ancestrales en un

contexto evolutivo y que incluyen dos aproximaciones metodológicas, el mapeo de las secuencias en una filogenia establecida y la creación de hipótesis filogenéticas a partir de las secuencias (Bininda-Emonds et al. 2002, Maxwell 2008c, Maxwell & Harrison 2009).

Los recientes avances en sistemática proveen un marco filogenético confiable para realizar el mapeo de caracteres y reconstruir nodos ancestrales. Pueden obtenerse así, patrones y cambios en el desarrollo que permiten analizar la diversificación morfológica. El mapeo de los estados de carácter en una filogenia establecida permite identificar aquellos caracteres conservados, aquellos con un patrón definido dentro de un clado y aquellos con una distribución heterogénea, pero no permite determinar qué eventos se han movido de manera activa, la dirección del movimiento y/o si los cambios son significativos (Jeffery et al. 2002). En cambio, otros métodos como por ejemplo el “cracking” de eventos apareados (*event-pair cracking*) (Jeffery et al. 2002), permiten determinar la dirección y magnitud del cambio de los eventos e identificar además aquellos cambios sinapomórficos que sean coherentes y lo suficientemente grandes. En el capítulo III (Materiales & Métodos) se incluye la explicación más exhaustiva de ambas metodologías.

II.3.3 Antecedentes en los estudios de heterocronías en Aves

Los estudios de heterocronías de crecimiento son escasos en Aves y restringidos a comparaciones entre la precocial codorniz *Coturnix japonica* y el altricial zorzal real *Turdus pilaris* (Blom & Lilja 2005), y en el cursorial emú *Dromaius novaehollandiae* (Nagai et al. 2011) y en la altricial paloma *Columba livia* (Olea & Sandoval 2012) al compararlos con la precocial gallina *Gallus gallus*.

Respecto de las heterocronías de secuencias, la información disponible sobre la osificación en las aves es escasa en comparación con la disponible para otros vertebrados (Maxwell 2008a, Mitgutsch et al. 2011). Lo poco que se conoce de la formación del esqueleto está enfocado a la gallina y a la codorniz, principalmente por tratarse de especies consideradas modelo y ser de importancia comercial (Maxwell 2008a). Secuencias de osificación completas se conocen para algunas especies de Paleognathae, Galliformes, Charadriiformes y pocos Anseriformes y Passeriformes (e.g. Nakane & Tsudzuki 1999; Maxwell 2008a, 2008b, 2008c, 2009; Maxwell & Harrison 2008; Atalgin & Kürtül 2009; Maxwell & Larsson 2009; Mitgutsch et al. 2011). También están disponibles datos de la esqueletogénesis de unos pocos

Passeriformes y Psittaciformes (Starck 1993, Tokita 2003, Blom & Lilja 2004, Genbrugge et al. 2011). La mayoría describen las variaciones en un contexto descriptivo o utilizan los caracteres obtenidos en reconstrucciones filogenéticas. Sólo un trabajo detalla las variaciones interespecíficas en base a estudios analíticos (i.e. Parsimov y PGI, Maxwell et al. 2010), pero no incluye ningún miembro del clado Psittaciformes.

II.4 Morfología funcional, miología y miogénesis del complejo cráneo-mandibular

II.4.1 El complejo forma-función y la morfología funcional

Varios autores han puesto de manifiesto la relación entre las diversas estructuras y su función, una relación planteada desde la época de Charles Darwin (1859) y seguida por autores como D'Arcy Thompson (1961) o Bock & von Wahlert (1965). Bajo este presupuesto, los seguidores más extremistas se reunieron en lo que se dio en llamar “programa adaptacionista” (Gould & Lewontin 1979) en donde cualquier rasgo de un organismo era considerado como una adaptación y la investigación se centraba en elaborar un argumento adaptativo plausible. La literatura referida a este tema es copiosa y no es propósito de esta tesis ahondar en ello (véase por ejemplo Ginnobili & Blanco 2007 para una síntesis).

Las estructuras biológicas y las funciones que realizan establecen una relación compleja y las predicciones de una a partir de la otra son difíciles de realizar y a menudo susceptibles de opiniones divergentes entre los propios especialistas. Sin embargo, sigue siendo una manera posible de interpretación factible, de ser realizada con las precauciones y alcances pertinentes. Forma y función son dos dimensiones inseparables de los rasgos fenotípicos. La forma y función de un rasgo constituyen el denominado complejo forma-función. Bajo este marco, Bock & von Wahlert (1965) señalan que la forma de un rasgo puede estudiarse sin analizar cuáles son sus funciones y las funciones de un rasgo pueden estudiarse sin conocer con exactitud su forma. Solo cuando ambos aspectos se tienen en cuenta puede obtenerse información del estilo de vida del animal, conocido como “facultad”. El papel biológico o función biológica de una facultad es el uso que hace el organismo de la estructura durante el desarrollo de su vida y para averiguar el significado biológico de una facultad es

imprescindible observar al organismo en libertad (Bock & von Wahlert 1965). Sin embargo, según Szalay (2000), también puede determinarse la facultad del rasgo en el laboratorio, para luego inferirse su papel biológico, aunque más especulativamente.

Dentro de los tipos posibles de explicaciones morfológicas se encuentran la morfología descriptiva que incluye la descripción de la forma, la composición material y los límites del sistema al que pertenece determinada estructura; y la morfología funcional que intenta describir y cuantificar la relación entre forma y función del organismo refiriéndose al uso o acción de un determinado carácter fenotípico (Bock 1994), y sus principales herramientas contemporáneas incluyen a la anatomía comparada, a la biomecánica, a la electromiografía y a los transductores de fuerzas (Ashley-Ross & Gillis 2002). La ecomorfología, que concierne al análisis del rol biológico de los caracteres morfológicos, requiere estudios de campo tanto como de laboratorio en los que confluyan resultados procedentes de la morfología descriptiva y de la morfología funcional y una comprensión acabada de la ecología de los organismos (Bock 1994).

II.4.2 Miología del complejo cráneo-mandibular y antecedentes

La morfología funcional del aparato trófico proporciona una base para el estudio de la sistemática, la ecología y la evolución de las aves (Bhattacharyya 2013). Más específicamente, el estudio de los músculos de la mandíbula es crucial para establecer homologías, realizar análisis funcionales e inferir la evolución del complejo cráneo-mandibular (Zweers et al. 1994; Gussekloo & Bout 2005a, 2005b; Holliday 2009). Este tipo de estudios son de particular interés en los Psittaciformes debido a que presentan novedades evolutivas en la anatomía de la mandíbula y la musculatura asociada (Zusi 1993; Tokita 2003, 2004; Tokita et al. 2007). Estas incluyen la presencia de un *arcus suborbitalis* osificado (ASO) y los músculos mandibulares *ethmomandibularis* (EM) y *pseudomasseter* (PM). Mientras que el EM está presente en todos los Psittaciformes de los que se dispone de información, el PM y el ASO pueden estar independientemente presentes o ausentes (Zusi 1993). El ASO está formado por la fusión de la extensión caudal del *processus orbitalis* del *os lacrimale* con el *processus postorbitalis* del *os squamosum* y limita ventralmente la órbita (Zusi 1993, Tokita 2003). Cuando el ASO está ausente, el *processus orbitalis* elongado y el *ligamentum suborbitale* cierran la órbita (Tokita 2003, Tokita et al. 2007). El EM es un

músculo de gran tamaño que deriva del *m. pterygoideus pars dorsalis* (Hofer 1950, 1953; Burton 1974; Tokita 2004), mientras que el PM es una rama del *m. adductor mandibulae externus* (Lubosch 1933; Hofer 1950, 1953; Zusi 1993; Tokita 2004). En base a descripciones musculares, se ha postulado que estas tres novedades evolutivas estarían asociadas a las capacidades de los Psittaciformes de generar elevadas fuerzas de mordida (Burton 1974; Zusi 1993; Tokita 2003, 2004; Bhattacharyya 2013) que les permiten romper las cáscaras de los frutos y semillas y acceder a su alto contenido nutricional (Collar 1997).

Los estudios sobre la musculatura mandibular de Psittaciformes incluyen contribuciones antiguas que proveen información general de unas pocas especies (Lakjer 1926, Lubosch 1933, Moller 1950, Gregory 1951, Dubale & Rawal 1965). Hofer (1950, 1953) fue el primero en describir en detalle y en un contexto comparativo la musculatura mandibular de varios Psittaciformes, con énfasis en el PM. Más tarde, Burton (1974) enfocó sus investigaciones en el EM y Porto (2004), en estudios más recientes, se ha centrado en describir la musculatura mandibular de algunos Psittaciformes Neotropicales.

II.4.3 Miogénesis mandibular y antecedentes

Durante la miogénesis mandibular de las Aves, los mioblastos migran desde el mesodermo paraxial cefálico hacia el primer arco faríngeo dando lugar a condensaciones premusculares (McClearn & Noden 1988). Éstas, al alinearse y fusionarse, forman los miotubos multinucleados que durante el desarrollo se acumulan y aumentan de tamaño (McClearn & Noden 1988). Posteriormente se conforma la arquitectura muscular mandibular definitiva donde las células musculares adoptan una orientación específica y se distinguen tendones y tejido conectivo circundante (McClearn & Noden 1988). Los tejidos esqueléticos de la mandíbula y el tejido conectivo asociado a la musculatura se forman a partir del mesénquima derivado de las crestas neurales craneales (Noden & Francis-West 2006). Todos los músculos mandibulares derivan del primer arco faríngeo (exceptuando el *m. depressor mandibulae*) y están inervados por el *nervus mandibularis* del *ganglion trigeminale* (McClearn & Noden 1988, Tokita 2004).

La información disponible referida al desarrollo de la musculatura mandibular en Aves incluye principalmente la descripción mediante técnicas histológicas de la miogénesis del complejo cráneo-mandibular de la gallina *Gallus domesticus* (Edgeworth 1907) y de la

codorniz *Coturnix coturnix japonica* (McClearn & Noden 1988), así como también información referida a patrones de expresión de genes asociados a la síntesis de mioglobinas y otras proteínas musculares mediante técnicas de hibridación *in situ* e inmunohistoquímica en ambas especies (Noden et al. 1999).

Aunque en comparación con otros grupos de vertebrados, la arquitectura del aparato trófico de las Aves es semejante entre taxones, en los Psittaciformes la musculatura mandibular se ha modificado sustancialmente (Tokita & Nakayama 2014). A pesar que su estudio permitiría una mayor comprensión de los orígenes evolutivos de las novedades morfológicas (Tokita & Nakayama 2014), el desarrollo de la musculatura mandibular de los Psittaciformes ha sido descrito en detalle únicamente para la cakatúa ninfa *Nymphicus hollandicus* (Tokita 2004) y superficialmente para el inseparable de Namibia *Agapornis roseicollis* (Tokita et al. 2007).

CAPÍTULO III

Materiales & Métodos

III.1 Material estudiado y nomenclatura anatómica utilizada

Se realizaron salidas de recolección de material en campo durante los meses de noviembre y diciembre de los años 2011 a 2013. Los ejemplares de *Myiopsitta monachus* utilizados provienen de diversas estancias y barrios privados ubicados en las ciudades de La Plata y alrededores (provincia de Buenos Aires) y de la localidad de Dean Funes (provincia de Córdoba). El material se obtuvo mediante recolección directa de huevos y pichones de los nidos, captura de ejemplares adultos o como resultado de erradicación de nidos.

En el desarrollo de la presente tesis, se utilizaron un total de 230 ejemplares que incluyen: 203 embriones, 19 pichones y ocho adultos de *Myiopsitta monachus* para los distintos análisis: la determinación de estadios de desarrollo embrionario, el establecimiento de la secuencia de osificación, el estudio de la miogénesis mandibular y las disecciones de músculos mandibulares (Tabla III.1).

La nomenclatura anatómica utilizada es la sugerida por Baumel & Witmer (1993) para la osteología y la propuesta por Holliday & Witmer (2007) para la miología mandibular.

III.2 Desarrollo embrionario de *Myiopsitta monachus*

III.2.1 Determinación de estadios de desarrollo embrionario

Se utilizaron un total de 203 embriones en la determinación de los estadios de

desarrollo embrionario (véase Tabla III.1). Cada embrión fue removido de las membranas extraembrionarias con la utilización de pinzas, pesado con balanza digital de 0,001 g de precisión, fijado por inmersión en una solución de formaldehído con PBS (solución salina de buffer fosfato) al 4% y preservados en una solución de alcohol con agua destilada al 70%.

La morfología externa de cada embrión se estudió bajo lupa binocular Leica S6D. Para facilitar la visualización de estructuras (e.g. somitos, arcos faríngeos, primordios de miembros y plumas), los embriones se colorearon con una solución de rojo neutro en PBS al 0,5% (técnica basada en la de Ainsworth et al. 2010). Las fotografías fueron tomadas con una cámara digital Nikon D-40 con un macro de 128 mm.

En tanto no fue posible llevar un registro del período de incubación debido a la dificultad para acceder a los nidos (elevadas alturas y composición de ramas entrelazadas de los nidos), se optó por identificar el estadio de desarrollo embrionario en base a la morfología externa y en comparación con los estadios de desarrollo embrionario normal de la gallina *Gallus gallus domesticus* descritos por Hamburger & Hamilton (HH, 1951). Los estadios del desarrollo conforman una herramienta apropiada para la comparación entre las aves debido a que estandarizan eventos morfológicos homólogos independientes del tiempo y del tamaño corporal y los cambios en las trayectorias del desarrollo podrían indicar heterocronías (Starck 1993, Rice 1997). Cada embrión fue asignado a un estadio particular por el mayor número de caracteres HH que se reconocían en el mismo. Este modelo, ampliamente utilizado en los estudios embriológicos de las aves (Bellairs & Osmond 2005, Davey & Tickle 2007, Vergara & Canto-Soler 2012), consiste en 46 etapas del desarrollo basadas principalmente en la morfología externa del embrión. Este enfoque es útil para comparar no sólo el crecimiento embrionario de una misma especie, sino también para ser utilizado en un marco comparativo interespecífico. Sin embargo, HH caracteriza cuantitativamente sus últimos estadios (según la longitud del pico y del dígito III del miembro posterior), por lo cual la comparación del desarrollo en estas etapas entre especies es inaplicable. Ricklefs & Starck (1998), en un modelo más corto, consideran que la etapa 40 es la suma de las etapas 40-44 de HH y esta última propuesta, utilizada también por otros autores (e.g. Maxwell 2008a, 2008b, 2009; Maxwell & Larsson 2009), se siguió en este trabajo al momento de establecer los estadios en *Myiopsitta monachus*.

III.2.2 Mediciones exomorfológicas y crecimiento

Siempre que fue posible, se midieron con calibre digital (0,01 mm de precisión) la longitud total del embrión (LE), la longitud total del pico (desde la base hasta la punta, LP), la longitud del autopodio del miembro anterior (LMA) y la longitud del dedo III del miembro posterior (incluyendo la falange ungueal, LMP) (Figura III.1). Todas las medidas fueron transformadas al Log10 y con la utilización del programa Past 3.02a (Hammer et al. 2001) se realizaron análisis estadísticos descriptivos (promedio y desvío estándar), curvas de crecimiento, análisis de correlación entre LE y masa corporal y estadios, y regresiones lineales de LP y LMP en función de los estadios. Los resultados fueron comparados con aquellos disponibles en la literatura para otras especies (i.e. *Nymphicus hollandicus*, Tokita 2004; *Gallus gallus domesticus*, Hamburger & Hamilton 1951).

III.3 Construcción de la secuencia de osificación y análisis filogenéticos

III.3.1 Técnica de doble coloración y diafanizado

Para establecer la secuencia de osificación se utilizaron 63 ejemplares de embriones de distintos estadios y pichones de distintas edades (véase Tabla III.1).

Cada ejemplar se coloreó y diafanizó siguiendo una técnica modificada de la propuesta por Dingerkus & Uhler (1977). La misma consiste en: (1) deshidratar los ejemplares ya fijados por inmersión en una solución de formaldehído con PBS al 4% con una serie de alcoholes crecientes (50%, 70%, 96% y 100%), (2) colorear con una solución de azul de alcian al 0,015% (0,15 g de azul de alcian 8 GX + 800 ml de EtOH 100% + 200 ml de ácido acético glacial), (3) hidratar con una serie de alcoholes decrecientes (100%, 96%, 70%, 50 % y 30%) y luego agua, (4) colorear con una solución de rojo de alizarina al 0,01% (0,1 g de rojo de alizarina S + 1000 ml de KOH 0,5%), (5) diafanizar colocando al ejemplar en una solución enzimática (tripsina 0,5% en una solución de borax -sodio tetraborato decahidrato-saturada) a 32° que se renueva hasta que los tejidos blandos se hayan digerido y el espécimen quede transparentado, (6) pasar por una serie de soluciones de glicerina crecientes (30%, 50%, 80%, 100%) y (7) preservar en glicerina 100% con unos pocos cristales de timol (antimicrobiano).

La coloración diferencial de los elementos esqueléticos resulta de la afinidad del azul de alcian con el cartílago y del rojo de alizarina con el calcio presente en los huesos.

En aquellos ejemplares de los últimos estadios del desarrollo embrionario y en los pichones es necesario previamente eviscerar y remover la piel, la ranfoteca y la podoteca.

Los tiempos en que cada ejemplar se mantiene en cada solución dependen del tamaño de los mismos, variando entre seis horas para los embriones más pequeños hasta 48 horas para los pichones de mayor tamaño. De la misma manera, la digestión enzimática varía de acuerdo al tamaño, pudiendo demorar hasta un mes.

III.3.2 Secuencia de osificación, método de eventos apareados y “cracking”

Cada ejemplar se observó bajo lupa binocular Leica S6D y se registró la presencia de cartílagos y huesos de todo el esqueleto. Debido a que la coloración con rojo de alizarina corresponde a la presencia de calcio y no necesariamente a la formación del hueso, esta última se determinó con la primera visualización de coloración blanca translúcida en la matriz ósea, que se corresponde a la presencia de espículas de osteoclastos que no poseen el suficiente calcio como para teñirse de rojo (Maxwell 2008a).

Posteriormente se estableció una secuencia representativa del orden cronológico de aparición de huesos. La descripción de la esqueletogénesis se realizó por estadio de desarrollo embrionario y edad de los pichones y por región anatómica (complejo cráneo-mandibular, columna vertebral, cinturas pectoral y pélvica y miembros).

De las descripciones y secuencias de osificación disponibles en la bibliografía, se seleccionaron aquellas especies representativas de los distintos grupos de Aves y con distintos tipos de desarrollo para identificar cambios en el orden de la secuencia en un contexto filogenético. Se realizó una comparación de las secuencias de osificación entre *Myiopsitta monachus* y otras aves Psittaciformes (i.e. cráneo, mandíbula y aparato hioideo del periquito común *Melopsittacus undulatus*, Tokita 2003) y no-Psittaciformes (i.e. el ñandú *Rhea americana* y la martineta común *Eudromia elegans*, Maxwell 2009, Maxwell & Larsson 2009; la gallina *Gallus gallus*, Maxwell 2008a; el gaviotín golondrina *Sterna hirundo*, Maxwell & Harrison 2008; el anade azulón *Anas platyrhynchos* y el diamante cebrado de Timor *Taeniopygia guttata*, Mitgutsch et al. 2011).

Se utilizó el método de eventos apareados (*event-pairing*) y el mapeo de caracteres en

una filogenia preestablecida para establecer el grado de conservación de las secuencias (Mabee & Trendler 1996; Smith 1996, 1997, 2001; Velhagen 1997; Jeffery et al. 2002, 2005) y el “cracking” de eventos apareados (*event-pair cracking*) para la identificación de cambios sinapomórficos (Jeffery et al. 2002).

El método de eventos apareados (Smith 1996) consiste en disociar la secuencia de desarrollo en eventos aislados (Figura III.2A). En este caso, cada evento está representado por la osificación de un elemento. Se construye una matriz para cada especie donde se expresa el tiempo de aparición de cada evento en relación a todos los demás eventos (Figura III.2B). Estos pares de eventos se definen como “caracteres” que se relacionan temporalmente de tres formas posibles conformando los estados de carácter: “0” si el evento A ocurre antes que el evento B, “1” si el evento A ocurre al mismo tiempo que el evento B, y “2” si el evento A ocurre después que el evento B (Figura III.2C). Durante el desarrollo es poco probable que los eventos se produzcan exactamente al mismo tiempo y se los asigne con el número 1. Sin embargo, un muestreo continuo en la práctica es difícil de llevar a cabo, por lo que el estado 1 es la representación de una combinación de pares no resueltos donde el intervalo de muestreo fue largo en relación con el ritmo real de desarrollo (Smith 1997). El número total de caracteres está dado por la fórmula:

$$\text{Total caracteres} = \frac{1}{2} (n^2 - n)$$

donde “n” es el número total de eventos.

Posteriormente, los estados de carácter se listan (Figura III.2D) y pueden ser analizados para examinar patrones de cambio en un contexto filogénético. Para ello los caracteres se mapean en una filogenia donde se encuentran representados todos los taxones a analizar (Jarvis et al. 2014, Figura III.3) y se realiza un análisis de parsimonia (estado de caracteres desordenado) y máxima verosimilitud (Markov-K-estado1, con igual probabilidad para cualquier cambio particular de carácter) utilizando el programa Mesquite Versión 3.02 (Maddison & Maddison 2015). La heterocronía de secuencias del desarrollo (cambios en el orden de la ocurrencia de eventos entre taxones) se demuestran cuando, al comparar taxones, la posición de un evento en la secuencia cambia en relación a otros eventos (Smith 2001).

El mapeo de los estados de carácter en la filogenia permite identificar aquellos

caracteres conservados, aquellos con un patrón definido dentro de un clado y aquellos con una distribución heterogénea. Sin embargo, no permite determinar qué eventos se han movido de manera activa, la dirección del movimiento y/o si los cambios son significativos. Es por esta razón que se aplicó el método de “cracking” de eventos apareados propuesto por Jeffery et al. (2002). Con este método se logra determinar la dirección y magnitud del cambio de los eventos (es decir, si un evento se movió antes o después en la secuencia en relación a otros eventos) e identificar además aquellos cambios sinapomórficos que sean coherentes y lo suficientemente grandes.

El método de “cracking” de eventos apareados consiste en realizar una reconstrucción de los estados de carácter de los nodos ancestrales como resultado de mapeo (Figura III.4A). Así, los estados de carácter se codifican nuevamente y se asigna el signo “?” a aquellos caracteres con más de un estado posible (0, 1 y/o 2) y a aquellos estados asignados previamente con el número 1 (Figura III.4B). Posteriormente, se asigna un valor numérico a cada estado de carácter de los nodos ancestrales: al estado “0” se asigna el puntaje 1, al estado “?” el puntaje 0,5 y al estado “2” el puntaje 0 (Figura III.4C). A cada evento se le suman los puntajes de todos los pares de eventos en los que participa (Figura III.4C) y se ordenan los eventos de mayor a menor (Figura III.4D). De esta manera, aquellos eventos con mayor puntaje se encuentran más tempranos en la secuencia que aquellos con menor puntaje y los eventos con igual puntaje ocurren al mismo tiempo. Se determina así la secuencia de osificación de cada nodo ancestral (Figura III.4D) y se realiza una matriz de eventos apareados para cada uno de la misma forma que con los nodos terminales. Luego, se comparan los eventos apareados entre los nodos ancestrales y sus nodos descendientes.

En primer lugar se calcula el cambio relativo (CR) para cada carácter mediante la fórmula:

$$CR = [(\text{Estado nodo ancestral} - \text{Estado nodo derivado}) \cdot (-1)]$$

donde si el valor de CR es cero no hay cambio entre un nodo y otro y si es distinto de cero hay cambio entre nodos (Figura III.5A). Luego, se seleccionan los cambios y al ser los estados considerados de igual peso y desordenados, se vuelven a codificar con un valor de “1”: con “+1” a todos los CR positivos (1 y 2) y con un valor de “-1” a todos los negativos (-1

y -2) (Figura III.5B). A partir de los CR se calcula el cambio relativo total (CRT) como la suma de los estados en los que un evento participó como parte de una fila menos la suma de los estados en que un evento participó como parte de una columna (Figura III.5C). Un CRT positivo es indicador de que el movimiento del cambio ha sido hacia etapas tardías de la secuencia, un CRT igual a cero es indicador de que no ha habido cambio y un CRT negativo es indicador de que el movimiento del cambio ha sido hacia etapas tempranas. Posteriormente se calcula el cambio absoluto total (CAT) como la sumatoria de los valores absolutos de los eventos como parte de una fila y como parte de una columna (Figura III.5C). Para identificar aquellos eventos que se movieron activamente en la secuencia (cambios coherentes y grandes) se eligió realizar el cálculo de la mediana del CAT, donde aquellos valores por encima de la misma son los seleccionados (Figura III.5C). Seguidamente se calculan los CRT y CAT ajustados al descartar los cambios que estén involucrados en otro evento seleccionado y donde también se corrigen y descartan aquellos eventos que se mueven de forma aparente (llamados “*hitchhikers*” con $CAT = 0$) (Figura III.5D). En esta instancia se identifican la dirección y magnitud de los cambios heterocrónicos a través del CRT. Finalmente, se calcula la coherencia del movimiento con el índice “J” (CRT/CAT), donde si J es igual a “-1” el evento se movió hacia etapas tempranas de la secuencia y si J es igual a “+1” el evento se movió hacia etapas tardías de la secuencia.

III.4 Musculatura del complejo cráneo-mandibular de *Myiopsitta monachus*

III.4.1 Disecciones musculares

Se diseccionaron bajo lupa binocular Leica S6D ocho ejemplares adultos de *Myiopsitta monachus* (véase Tabla III.1). Los mismos fueron capturados, sacrificados por dislocación cervical, eviscerados y removida la piel, fijados por inmersión en una solución de formaldehído con PBS al 4% y preservados en una solución de alcohol al 70%.

La morfología de la musculatura mandibular fue estudiada utilizando una técnica de coloración a base de yodo que facilita la identificación de las fibras y su disposición (Bock & Shear 1972). Cada músculo fue reconocido y removido cuidadosamente de sus sitios de origen e inserción. Las descripciones fueron realizadas en orden de visualización de los

músculos, de los más superficiales a los más profundos. Las fotos fueron tomadas con una cámara digital Nikon D-40. La función de cada músculo es la propuesta por Bhattacharyya (2013) que los clasifica en aductores de la mandíbula (*mm. adductor mandibulae externus superficialis y profundus, pseudotemporalis superficialis, adductor mandibulae posterior y pseudomasseter*), depresor de la mandíbula (*m. depressor mandibulae*), protractores del *os quadratum* y del *os pterygoideum* (*m. protractor pterygoideus et quadrati*), y depresores de la maxila y simultáneamente aductores de la mandíbula (*m. pterygoideus dorsalis y ventralis y ethmomandibularis*).

III.4.2 Modelización biomecánica

Con el propósito de estimar las fuerzas de mordida ejercidas, se utilizó un modelo biomecánico siguiendo los lineamientos de Sustaita (2008). Aunque muchos factores contribuyen a la producción de fuerzas de mordida (e.g. la disposición de los huesos, la quinesis craneana, los ligamentos presentes, las fuerzas externas e internas actuando sobre el pico, la presencia de ranfoteca; Bock 1964), únicamente se modelaron las mandíbulas con el fin de estimar la contribución de los músculos aductores a la generación de fuerzas. Además, solamente se incluyeron en el modelo los músculos aductores con inserción en la mandíbula (i.e. *mm. adductor mandibulae externus superficialis y profundus, pseudotemporalis superficialis, adductor mandibulae posterior, pseudomasseter, pterygoideus dorsalis y ventralis, y ethmomandibularis*).

La mandíbula puede ser considerada como un sistema de palancas de tercer orden (i.e. la fuerza de entrada se encuentra entre el pivot y la fuerza de salida), con el pivot (fulcrum) en la articulación cuadrado-mandibular (Bock 1964, 1974). En el modelo, la fuerza de entrada (F_e) es generada por la contracción muscular y la fuerza de salida (F_s) es la que actúa sobre el ítem alimenticio en el extremo anterior del pico (i.e. el punto de contacto inicial con el alimento y también el punto de mordida para *Myiopsitta monachus*) (Figura III.6A). El brazo de momento de entrada (m_e) es la distancia perpendicular entre el pivot y las líneas de acción de cada músculo, mientras que el brazo de momento de salida (m_s) es la longitud de una línea que va desde el pivot al extremo distal de la mandíbula (Figura III.6A). Los brazos de momento fueron medidos con el pico cerrado (0°) y con el máximo grado de apertura posible (54°) estimado a partir de imágenes obtenidas de videos de un ejemplar vivo mientras sostenía

distintos objetos con su pico (Figura III.6B).

Debido a que las líneas reales de acción de algunos músculos son a menudo difíciles de estimar en tanto poseen un origen y/o inserción de gran tamaño (e.g. *m. adductor mandibulae externus superficialis* y *mm. pterygoideus*), se siguió la propuesta de Vizcaíno et al. (1998). De acuerdo a este método geométrico (Figura III.7) se establecieron dos puntos periféricos en el origen muscular (dorso-anterior y ventro-posterior) y se estimó el punto medio entre ellos. Se establecieron además los extremos anterior y posterior de la inserción muscular. Se trazaron rectas desde cada punto del origen hacia los puntos de la inserción, quedando definidas tres áreas que a su vez se subdividieron por la mitad. Se calcularon los brazos de momentos musculares de cada área (m_1 - m_3) estableciendo rectas perpendiculares desde el pivot hacia las líneas de acción. Se midieron sus longitudes y se estableció un promedio que representa el brazo de momento de entrada (m_e) de ese músculo.

Luego se calculó la ventaja mecánica (VM) del sistema osteo-muscular que puede ser expresada como la relación entre el m_e y el m_s (Hildebrand & Goslow 2001). Debido a que la mayoría de las aves son isognatas (i.e. muerden al mismo tiempo de ambos lados, Witmer & Rose 1991), el análisis puede ser aplicado a ambos lados. Además, la articulación cráneo-mandibular se consideró sin fricción y las acciones de los ligamentos fueron desestimadas.

III.4.3 Cálculo del área de sección fisiológica transversal

Para estimar la fuerza de mordida teórica, se calculó también el área de sección fisiológica transversal (ASFT) de cada músculo siguiendo a Sustaita (2008) mediante la siguiente fórmula:

$$ASFT = m \cdot \cos \Theta / \rho \cdot l_{fm}$$

donde “ m ” es la masa muscular, “ $\cos \Theta$ ” es el coseno del ángulo de pinnación muscular, “ ρ ” la densidad del tejido muscular (1060 Kg/m^3 , Pennycuick 1996) y “ l_{fm} ” el promedio de la longitud de cada fascículo muscular (Sustaita 2008).

Inmediatamente después de ser disecionados, cada músculo fue pesado con balanza digital de 0,001 g de precisión. Los ángulos de pinnación muscular se midieron en relación al eje central del tendón. Con el fin de disolver el tejido conectivo que une a los fascículos

musculares, cada músculo fue sumergido en una solución de HNO₃ al 15 % durante 24 horas y posteriormente se midió la longitud fascicular. Las mediciones se obtuvieron de fotografías con escala de referencia y con la utilización del programa Corel DRAW X5. El promedio del ángulo de pinnación y de la longitud fascicular, se obtuvo de entre 10 a 20 fibras de cada músculo, dependiendo del tamaño muscular. Algunos de los músculos se insertan oblicuamente respecto de la rama mandibular (i.e. *mm. pterygoideus* y *m. pseudotemporalis superficialis*), resultando en un componente de fuerza más pequeño que el dirigido a lo largo del plano sagital de elevación de la mandíbula. Por esta razón sus valores de Fe se ajustaron multiplicando sus ASFT por el coseno de sus ángulos de inserción siguiendo la metodología aplicada en Sustaita (2008).

Debido a que es difícil preservar la integridad individual de cada músculo durante el proceso de disección, el ASFT solo pudo calcularse de tres de los ocho ejemplares que fueron diseccionados.

III.4.4 Estimación de la fuerza de mordida

En un sistema en equilibrio, el producto de la fuerza de entrada con su respectivo brazo de momento de entrada es igual al producto de la fuerza de salida con su respectivo brazo de momento de salida. La fuerza de salida de cada músculo fue calculada mediante la ecuación de Hildebrand & Goslow (2001):

$$F_s = F_e \cdot m_e / m_s$$

donde “me” es el brazo de momento de entrada, “ms” es el brazo de momento de salida y “Fe” es la fuerza de entrada calculada a partir del ASFT.

La estimación de la fuerza de mordida fue calculada como el resultado de la suma de las Fs de todos los músculos multiplicado por dos, considerando ambos lados de la mandíbula y asumiendo simetría bilateral (Thomason 1991, Huber & Motta 2004).

Por último, la fuerza de mordida estimada en relación a la masa corporal fue calculada en *Myiopsitta monachus* con el fin de realizar subsecuentes comparaciones con los datos disponibles en la bibliografía para otras aves. Los datos de masa corporal de *Myiopsitta monachus* (120 g) son los brindados por Dunning (2008).

III.5 Desarrollo de la musculatura mandibular de *Myiopsitta monachus*

Se utilizaron 13 embriones de *Myiopsitta monachus* correspondientes a distintos estadios de desarrollo (23 al 40+) y siete pichones de distintas edades (entre cero y siete días posteriores a la eclosión) (véase Tabla III.1). La edad de los pichones fue calculada mediante la ecuación de longitud del dígito III del miembro posterior propuesta por Aramburú (1997).

Las cabezas de los ejemplares se fijaron por inmersión en una solución de formaldehído al 4% en PBS y se preservaron en una solución de alcohol con agua destilada al 70%. El protocolo histológico utilizado consistió en: (1) deshidratación y aclarado de las muestras con una serie de inmersiones de entre 15 y 60 minutos cada una (dependiendo del tamaño del ejemplar) en alcoholes crecientes (un pasaje por alcohol al 70%, tres pasajes por alcohol al 96% y tres pasajes por alcohol al 100%) y xilol; (2) una serie de tres inmersiones en parafina en estufa a 60°C, posterior inclusión y armado de bloques de parafina; (3) realización de cortes seriados de 3 μ m de espesor con micrótopo de deslizamiento, paralelos o transversales al plano sagital y colocación en portaobjetos; (4) remoción de la parafina de los cortes mediante inmersión en xilol durante 10 minutos; (5) hidratación de los cortes con una serie de inmersiones rápidas en alcoholes decrecientes (100%, 96%, 70%) y agua destilada; (6) coloración mediante inmersión en solución de Hematoxilina-Eosina durante dos minutos y, con el objeto de obtener una mejor visualización del tejido muscular, un número de cortes fue procesado en solución tricrómica de Gomori durante 15 minutos; (7) viraje en agua corriente; (8) inmersión en solución de Eosina durante un minuto (solamente cuando se colorea con solución de Hematoxilina-Eosina); (9) deshidratación con inmersiones rápidas en alcohol 96%, alcohol 100% y xilol (dos veces en cada uno); y (10) montaje y colocación de cubreobjetos con bálsamo natural. Aquellos ejemplares de los últimos estadios de desarrollo embrionario (desde el estadio 36 en adelante) y los pichones fueron previamente descalcificados en una solución de Bouin por 36 horas.

Los preparados fueron observados bajo un microscopio Olympus CX21Led y las fotos fueron tomadas y analizadas con cámara digital Tucsen Camera con CMOS Micron de 3.0 Mp y el software TSView.

Algunos pichones fueron diseccionados siguiendo el protocolo descrito previamente (III.4.1).

Con el fin de realizar subsecuentes comparaciones con las descripciones disponibles de otras aves Psittaciformes como la cakatúa ninfa *Nymphicus hollandicus* (Tokita 2004) y el inseparable de Namibia *Agapornis roseicollis* (Tokita et al. 2007), se describió la miogénesis mandibular para cada estadio disponible.

III.6 Traceo evolutivo de novedades morfológicas

Se trazó la evolución de las tres novedades evolutivas reconocidas para el complejo cráneo-mandibular de los Psittaciformes (presencia de *arcus suborbitalis*, presencia del *m. pseudomasseter* y número de vientres presentes en el *m. ethmomandibularis*) sobre una filogenia molecular combinada utilizando un análisis de parsimonia (representación del menor número de cambios de caracteres y estado de caracteres desordenado) y máxima verosimilitud (Markov-K-estado1, con igual probabilidad para cualquier cambio particular de carácter). Los análisis se realizaron con el software Mesquite Versión 3.02 (Maddison & Maddison 2015). La información del estado de los caracteres se obtuvo de la literatura (Hofer 1950, 1953; Zusi 1993; Tokita 2003, 2004; Porto 2004; Carril et al. 2014b) y de lo obtenido en la presente tesis para *Myiopsitta monachus*. La filogenia utilizada está basada en la combinación de la propuesta por Tavares et al. (2006) para los psitácidos Neotropicales y la de Wright et al. (2008) para el orden Psittaciformes (Figura III.8).

CAPÍTULO IV

Resultados

IV.1 Estadios de desarrollo embrionario de *Myiopsitta monachus*

IV.1.1 Descripción de los estadios de desarrollo embrionario

Estadio 1 (Figura IV.1A). Luego de la puesta del huevo. Se observan el área opaca periférica y el área pelúcida central.

Estadio 2 (Figura IV.1B). Se observa la línea primitiva de forma triangular que se extiende desde el margen posterior del área pelúcida hacia el centro.

Estadio 4 (Figura IV.1C). El área pelúcida adquiere forma de pera. La línea primitiva alcanza su máxima longitud. Se observan el surco primitivo, la fosa primitiva y el nodo de Hensen.

Estadio 8 (Figura IV.1D). Los pliegues neurales se aproximan en la región anterior. Se observan cuatro pares de somitos e islas de sangre alrededor del embrión.

Estadio 9 (Figura IV.2A). Comienzan a formarse las vesículas ópticas primarias. Se observan seis pares de somitos.

Estadio 11 (Figura IV.2B). Todas las vesículas cerebrales primarias son evidentes: telencéfalo, diencéfalo, mesencéfalo, metencéfalo y mielencéfalo. Leve flexión craneal presente. El neuroporo anterior comienza a cerrarse. Desde una vista ventral el corazón se observa de forma triangular con una curvatura leve hacia la derecha. Se observan 13 pares de somitos.

Estadio 15 (Figura IV.2C). Flexiones craneal y cervical presentes. Porción anterior del cerebro orientada ventralmente que forma un ángulo de 90° con el mesencéfalo y se aproxima al corazón. Se observa la glándula pineal. Tres arcos faríngeos evidentes. Vesículas óticas y

ópticas presentes. El corazón se observa con torsión tubular. El primordio de la cola comienza a formarse. Se desdibujan los límites entre los somitos y son difíciles de contar. No se observan primordios de miembros anteriores ni posteriores.

Estadio 19 (Figura IV.2D). Cuerpo delimitado en cabeza, tronco y cola. En la cabeza, las porciones cerebrales son notorias. El telencéfalo contacta el corazón y en el diencéfalo se observa la glándula pineal. Ojos distinguibles sin pigmentación. Las vesículas óticas se observan dorsales a los arcos faríngeos. Fosas nasales localizadas en las regiones ventrolaterales de la cabeza. Cuatro arcos faríngeos evidentes, el segundo es el de mayor tamaño. El proceso mandibular es más largo que el proceso maxilar. Primordios de los miembros presentes, más anchos que largos. Miembros anteriores de mayor tamaño que miembros posteriores. Los somitos se extienden hacia la cola que comienza a curvarse. Amnios cerrado y alantoides presente y pequeño.

Estadio 20 (Figura IV.3A). Los pliegues de la cabeza y de la cola convergen en la región umbilical. Se observa una débil pigmentación en los ojos. Los arcos faríngeos son conspicuos y los primordios de los miembros de mayor tamaño que en el estadio anterior. Miembros anteriores de mayor tamaño que miembros posteriores. El alantoides adopta forma vesicular y es aproximadamente del mismo tamaño que el telencéfalo.

Estadio 23 (Figura IV.3B). Se distinguen las vesículas telencefálicas. La pigmentación de los ojos es más notoria. Los procesos maxilar y mandibular son similares en longitud. Los primordios de los miembros son mayores que en el estadio anterior y son similares en ancho y en largo.

Estadio 24 (Figura IV.3C). El proceso maxilar sobrepasa anteriormente al cristalino del ojo y es de mayor longitud que el proceso mandibular. El extremo distal del proceso mandibular alcanza la línea media del ojo. Los miembros son mayores en longitud que en ancho.

Estadio 25 (Figura IV.3D). Se observan protuberancias delimitando las aperturas auditivas externas y que forman un “collar” dorsal a los arcos faríngeos. Se observa la fisura óptica en los ojos. Los miembros presentan “codos” y “rodillas” en miembros anteriores y posteriores respectivamente y se observa en sus extremos distales placas digitales redondeadas.

Estadio 27 (Figura IV.4A). Puede diferenciarse un pico. Los procesos maxilar y

mandibular son anteriores al ojo. Se observan las narinas externas. Los miembros están más elongados y la placa digital distal es de mayor tamaño. Se observa la papila urogenital.

Estadio 29 (Figura IV.4B). Comienzan a crecer los párpados de los ojos. El pico está definido y en él se observa el diente de huevo. El “collar” no es más visible. El cuello está elongado. Se distingue el meato auditivo. Los miembros presentan los tres segmentos definidos (estilopodio, zeugopodio y autopodio). En la placa digital se distinguen los dígitos mediante la presencia de surcos y membrana interdigital.

Estadio 31 (Figura IV.4C). Se observan algunas papilas escleróticas en el ojo. Los dígitos están elongados y presentan una membrana interdigital fina y cóncava. Aparecen los primeros primordios de plumas como dos hileras en la región dorsal, en la base de los miembros y en la cola.

Estadio 34 (Figura IV.4D). Los párpados comienzan a crecer y presentan primordios de plumas a su alrededor. La membrana nictitante se manifiesta en la región anterior del ojo. Hasta 14 papilas escleróticas presentes en los ojos. El pico está elongado y más definido. El proceso maxilar es anterior al telencéfalo y de mayor longitud que el proceso mandibular. Este último presenta un borde aserrado en su extremo anterior. El diente de huevo está cornificado. Los miembros están elongados con las membranas interdigitales reducidas. En los miembros anteriores se diferencia el álula y los dígitos están elongados. Se observan primordios de las plumas en la región cervical, la base del húmero, el borde ventral de los miembros anteriores, la región dorsal y ventral del tronco (exceptuando en las líneas medias), en los miembros posteriores y en la cola.

Estadio 35 (Figura IV.5A). Las proyecciones cerebrales desaparecen. La membrana nictitante se aproxima a las papilas escleróticas. Ambos procesos maxilar y mandibular presentan un borde aserrado en su extremo anterior. Las membranas interdigitales están ausentes. En los miembros anteriores los dígitos están más elongados que en el estadio anterior. En los miembros posteriores, las falanges de los dígitos son evidentes, el dígito IV comienza a rotarse lateralmente y el hallux medialmente. La papila urogenital es de forma globular. Los primordios de las plumas ya presentes son de mayor longitud que en el estadio anterior y surgen nuevos primordios en frontales, nasales, alrededor del meato auditivo, en mejillas y cuello.

Estadio 36 (Figura IV.5B). Los párpados, elipsoidales y translúcidos, se encuentran

más cerrados que en el estadio anterior. Las narinas están rodeadas de cera. La retroversión de los dígitos I y IV de los miembros posteriores está completa. Las falanges ungueales de los dígitos de los miembros posteriores se encuentran levemente curvadas ventralmente. Los primordios de las plumas ya presentes son de mayor longitud que en el estadio anterior, especialmente en la región dorsal y pigostilo.

Estadio 38 (Figura IV.5C). Los párpados inferiores cubren la mitad de los ojos. El diente de huevo del pico y el área circundante a él están cornificados. Los primordios de escamas son evidentes en miembros posteriores. Los plumones son de mayor longitud que en el estadio anterior.

Estadio 40. Los párpados son translúcidos y cierran los ojos. El pico está más cornificado que en el estadio anterior y presenta en su base comisuras carnosas. Las falanges ungueales son curvas y están cornificadas. Los plumones se encuentran más elongadas que en el estadio anterior y son de coloración amarillenta, especialmente en la región dorsal, miembros posteriores y pigostilo.

Estadio 40+ (Figura IV.5D). Previo a la eclosión. Los párpados son opacos. El pico está completamente cornificado. La maxila se encuentra curvada ventralmente y presenta lateralmente dientes tomiales. Los dígitos del miembro posterior están curvados y con garras completamente cornificadas. Cloaca definida. Buche y abdomen hinchados.

Como resultado del muestreo, hay una disponibilidad restringida de embriones de edades continuas y, en consecuencia, algunos estadios del desarrollo de Hamburger & Hamilton (1951) no están representados (i.e. estadios 5, 6, 7, 10, 12, 13, 14, 16, 17, 18, 21, 22, 26, 28, 30, 32, 33, 37 y 39).

IV.1.2 Masas corporales, mediciones exomorfológicas y curvas de crecimiento

Las mediciones cuantitativas fueron tomadas para los embriones de *Myiopsitta monachus* con el fin de proporcionar la caracterización del desarrollo como línea de base de los Psittaciformes en general. El promedio de masas corporales embrionarias, la longitud total del embrión (LE), la longitud total del pico (LP), la longitud del autopodio del miembro anterior (LMA) y la longitud del dedo III del miembro posterior (LMP) se presentan en la Tabla IV.1. Tanto la masa corporal como la LP se midieron desde el estadio 24, mientras que el resto de las medidas lograron medirse desde el estadio 34 en adelante.

El análisis de correlación mostró una relación positiva entre la LE y la masa corporal ($r^2 = 0,96$, $p < 0,05$; Figura IV.6A). Las curvas de crecimiento de los caracteres morfológicos externos (LP, LMA y LMP) versus la masa corporal se muestran en las Figuras IV.6B-D. Además del cambio de forma, el crecimiento del pico mostró un incremento en tamaño más rápido en los estadios 34 a 36, con una disminución lenta de la tasa de crecimiento hacia el final de los estadios embrionarios. La LMP sigue un patrón similar, mientras que la LMA muestra un aumento más rápido en los estadios 34 a 36, luego se mantiene relativamente constante en los estadios 38 a 40 y aumenta de nuevo en el estadio final.

Al comparar las mediciones realizadas para *Myiopsitta monachus* con lo disponible en la literatura para otras especies (i.e. *Nymphicus hollandicus* y *Gallus gallus domesticus*) se observa una correlación positiva entre la LE y los estadios en *Myiopsitta monachus* ($r^2 = 0,98$, $p < 0,05$) y en *Nymphicus hollandicus* ($r^2 = 0,98$, $p < 0,05$), con mayores valores en *Nymphicus hollandicus* (Figura IV.6E); regresiones positivas entre la LP y los estadios con mayor pendiente y mayores valores en *Myiopsitta monachus* que en *Gallus gallus domesticus* (*Myiopsitta monachus*, $r^2 = 0,88$, $p < 0,05$, pendiente 0,06; *Gallus gallus domesticus*, $r^2 = 0,98$, $p < 0,05$, pendiente 0,04; Figura IV.6F); y regresiones positivas entre la LMP y los estadios con menor pendiente y menores valores en *Myiopsitta monachus* que en *Gallus gallus domesticus* (*Myiopsitta monachus*, $r^2 = 0,89$, $p < 0,05$, pendiente 0,06; *Gallus gallus domesticus*, $r^2 = 0,98$, $p < 0,05$, pendiente 0,08; Figura IV.6F).

IV.2 Secuencias de osificación de Aves y heterocronías

En la Tabla IV.2 se muestra el orden de osificación de los 86 elementos óseos estudiados, organizados según región anatómica y consignado el orden de osificación y el estadio de desarrollo embrionario o la edad post-eclosión en el que aparece cada elemento para *Myiopsitta monachus*. El número de elementos osificados es variable dentro de un mismo estadio o edad, el cual ha sido asignado en base a su exomorfología o a la longitud del dígito III del miembro posterior respectivamente. En las Figuras IV.7 y 8 se muestran ejemplares de *Myiopsitta monachus* de distintos estadios y edades con los diferentes elementos óseos presentes.

IV.2.1 Descripción de la secuencia de osificación de *Myiopsitta monachus*

Estadio 34. En el cráneo se observan elementos cartilagosos que incluyen las cápsulas auditivas, la lámina orbitonasal y el proceso prenasal que se orienta ventralmente. El cuadrado también cartilaginoso articula con la mandíbula, la cual presenta los cartílagos de Meckel elongados y unidos anteriormente. Se observan los elementos cartilagosos del aparato hioideo ya conformados. En la región post-craneana, la mayoría de los elementos cartilagosos están presentes. Los primeros elementos en osificarse son los del estilopodio y zeugopodio de miembros anteriores y posteriores, observándose los centros de osificación en sus porciones medias. Más tarde en este estadio también se observan los *ossa metatarsale II, III y IV* con los centros de osificación en sus porciones medias.

Estadio 35. Casi todos los elementos de la mandíbula comienzan a osificarse alrededor del cartílago de Meckel: *os dentale*, *os supra-angulare*, *os angulare* y *os spleniale*. El *os prearticulare* se observa en la mayoría embriones analizados. Posteriormente, en el miembro anterior se osifican el *os metacarpale majus (III)* primero y el *os metacarpale minus (IV)* luego. Hacia el final de este estadio, comienzan a formarse los elementos de la base del cráneo: primero se observan el *os pterygoideum*, el *os jugale* y el *os quadratojugale*, luego el *os squamosum*, el *os maxillare* y el *os palatinum*, y finalmente el *os nasale* y el *os premaxillare*. El centro de osificación del *os squamosum* se encuentra en el *processus zygomaticus*.

Estadio 36. Se comienzan a osificar los elementos de la cintura pectoral: la *scapula*, el *os coracoideum* y la *clavicula*, cuyos centros de osificación se observan en sus porciones medias. En el aparato hioideo, se osifica el *ceratobranchiale*. En la base del cráneo, se osifican el *rostrum parasphenoidale* primero y luego la *lámina basiparasphenoidalis* y el *ala parasphenoidalis*. También se distinguen los centros de osificación de los *ossa otica* y del *os lacrimale* en el *processus orbitalis* elongado y bordeando ventralmente la mitad de la órbita. En la columna vertebral se observan los centros de osificación en la porción media de las *costa vertebralis*. Posteriormente en el desarrollo y en el mismo estadio, aparecen los elementos de la cintura pélvica: el *ilium*, cuyo centro de osificación es preacetabular, el *ischium* y el *pubis*.

Estadio 38. En el cráneo, se osifican primero el *os quadratum* y luego el *os frontale*. El centro de osificación de los frontales se encuentra en el límite superior de la órbita,

bordeándola. También se osifican en este estadio primero la *phalanx proximalis digiti majoris* y luego la *phalanx distalis digiti majoris* de miembros anteriores.

Estadio 40. Inicialmente, se osifica el *paraglossum* del aparato hioideo. En el cráneo, se osifican primero el *os exoccipitale* y luego el *os basioccipitale* con un único centro de osificación. La primera falange en osificarse del miembro posterior es la *phalanx I* del dígito IV.

Estadio 40+. En el cráneo, se osifica el *os parietale*. En la columna vertebral, comienzan a osificarse las vértebras en sentido antero-posterior, los *corpora* y *arci* de las *vertebrae cervicales* en primer lugar (aunque el atlas se osifica posteriormente a las cervicales), los *corpora* de las *vertebrae thoracicae* en segundo lugar y finalmente los *corpora* de las *vertebrae synsacrales* y *caudales* junto con los *processus transversus* de las *vertebrae thoracicae* y *synsacrales*. En el miembro anterior se osifica la *phalanx digiti alulae (I)* y en el miembro posterior el *os metatarsale I*. Respecto de las falanges de los dígitos del miembro posterior, primero se osifican la *phalanx I* del dígito III, luego los dígitos I y II completos junto con la *phalanx II* y *ungualis* del dígito III y la *phalanx ungualis* del dígito IV, y finalmente la *phalanx III* del dígito III junto con la *phalanx IV* del dígito IV.

Post-eclosión. Luego de la eclosión, los huesos del cráneo expanden sus áreas de osificación y en los primeros días se osifican el *os supraoccipitale*, el *os laterosphenoidale* y el *os mesethmoidale*. Finalmente lo hace el *os ectethmoidale* a los seis días de edad aproximadamente y con un centro de osificación único. En la mandíbula se osifica el *os articulare* y en el aparato hioideo el *basihyale*, el *urohyale* y el *epibranchiale* en los primeros días luego de la eclosión. También, en la columna vertebral, se osifican los *arci* de *vertebrae synsacrales* y *caudales*, y posteriormente se osifican las *costa sternalis* y los *processus uncinatus*. Finalmente, se osifica el *pygostylus* a los nueve días de edad aproximadamente. En el miembro anterior se osifican en los primeros 0-5 días el *os metacarpale alulare (II)* y la *phalanx digiti minoris*, y los últimos elementos en osificarse son los *ossa carpi radiale* y *ulnare* a los 21 días de edad. En el miembro posterior, las últimas falanges en osificarse son las *phalanx II* y la *phalanx III* del dígito IV entre los 0-5 días post-eclosión. Y el último elemento en osificarse es el *sternum* luego de los 25 días de edad.

IV.2.2 Eventos apareados

En la Tabla IV.2 se muestra el orden de osificación de los 86 elementos óseos, asignados con número de eventos, que se tuvieron en cuenta para la construcción de la matriz de eventos apareados (Tabla IV.3) y que resultó en un listado de 3655 caracteres para *Myiopsitta monachus* (Tabla IV.4) que fueron mapeados en la filogenia de referencia junto con los de las demás especies disponibles para comparación.

El 78,58% de los estados de carácter resultaron ser de distribución homogénea (e.g. Figura IV.9A), incluyendo a las reversiones de carácter de taxones terminales (21,81%) y de los cuales se obtuvieron 30 autapomorfias para *Myiopsitta monachus* (e.g. Figura IV.9B, Tabla IV.5). De los restantes, el 9,66% de los estados de carácter presentaron una distribución heterogénea (e.g. Figura IV.9D). Sumados ambos patrones representan un 88,24% de los estados de caracteres no informativos. El 11,76% restante presentaron un patrón definido dentro de un clado y resultaron ser informativos. Dentro de ellos, un total de 188 estados de carácter son determinantes del clado Paleognathae, 23 de los Neognathae, 109 de los Galloanseres, 28 de Neoaves, 72 de Passerimorphae, y 10 del nodo Psittaciformes (e.g. Figura IV.9C, Tabla IV.6).

IV.2.3 Método “cracking” de eventos apareados

En la Figura IV.10 se muestran los eventos sinapomórficos de heterocronías de secuencias presentes en la filogenia de referencia de Aves.

En los Paleognathae ocurren nueve retrasos (*ala parasphenoidalis*, *os squamosum*, *os frontale*, *os maxillare*, *os palatinum*, *os pterygoideum*, *os jugale*, *os spleniale* y *os coracoideum*) y cuatro adelantamientos (*os premaxillare*, *os metacarpale alulare II*, *os metatarsale II*, *phalanx IV* del dígito IV). En *Rhea americana* ocurren 20 retrasos y 18 adelantamientos, mientras que en *Eudromia elegans* ocurren 18 retrasos y 13 adelantamientos. Ambos comparten el retraso de elementos de los miembros anteriores y posteriores, y el adelantamiento de huesos craneales en su mayoría.

En los Neognathae ocurren 13 retrasos (*os basioccipitale*, *rostrum parasphenoidale*, *os premaxillare*, *os pterygoideum*, *os supra-angulare*, *os spleniale*, *urohyale*, *vertebrae thoracicae -corpus-*, *processus uncinatus*, *os coracoideum*, *phalanx proximalis digiti majoris*, *phalanx distalis digiti majoris*, *os metatarsale III*) y siete adelantamientos (*os squamosum*, *os*

frontale, *paraglossum*, *ceratobranchiale*, *clavicula*, *os metatarsale II*, *phalanx IV* del dígito IV).

Respecto del nodo ancestral Aves, en los Paleognathae se retrasan el *os squamosum* y el *os frontale*, mientras que en los Neognathae estos elementos se adelantan. También en Paleognathae se adelanta el *os premaxillare* cuando en Neognathae se retrasa. Ambos comparten el retraso del *os pterygoideum*, del *os spleniale* y del *os coracoideum* y el adelantamiento del *os metatarsale II* y de la *phalanx IV* del dígito IV.

En relación a los Neognathae, en el clado Galloanseres ocurren nueve retrasos (*lámina basiparasphenoidalis*, *os premaxillare*, *os maxillare*, *os palatinum*, *os spleniale*, *ischium*, *phalanx I* y *phalanx ungualis* del dígito I, *phalanx II* del dígito II) y nueve adelantamientos (*os squamosum*, *os parietale*, *os jugale*, *os quadratum*, *os dentale*, *ceratobranchiale*, *os coracoideum*, *radius*, *phalanx I* del dígito III). En *Anas platyrhynchos* ocurren 12 retrasos y 16 adelantamientos, mientras que en *Gallus gallus* ocurren 17 retrasos y 18 adelantamientos. Ambos comparten el retraso de algunos elementos de los miembros anteriores y posteriores y el adelantamiento de algunos elementos del cráneo y de la columna vertebral.

En las Neoaves, en relación a los Neognathae ocurren 11 retrasos (*os jugale*, *os quadratojugale*, *os quadratum*, *os angulare*, *vertebrae thoracicae -corpus-*, *vertebrae synsacrales -corpus-*, *os coracoideum*, *phalanx digiti alulae*, *ilium*, *fibula*, *phalanx ungualis* del dígito II) y nueve adelantamientos (*os basioccipitale*, *lámina basiparasphenoidalis*, *os parietale*, *os dentale*, *processus uncinatus*, *phalanx proximalis digiti majoris*, *ischium*, *os metatarsale I*, *os metatarsale III*).

Respecto del nodo Neognathae, en los Galloanseres la *lámina basiparasphenoidalis* y el *ischium* se retrasan, mientras que en las Neoaves se adelantan. También en los Galloanseres los elementos *os jugale*, *os quadratum* y *os coracoideum* se adelantan cuando en las Neoaves se retrasan. Ambos comparten el adelantamiento del *os parietale* y del *os dentale*.

En comparación al nodo ancestral Neoaves, en *Sterna hirundo* se retrasan 25 y se adelantan 23 elementos óseos.

En los Passerimorphae ocurren 12 retrasos respecto de las Neoaves (*os squamosum*, *os frontale*, *os premaxillare*, *os maxillare*, *os palatinum*, *os quadratojugale*, *vertebrae synsacrales -corpus-*, *costa sternalis*, *ischium*, *pubis*, *phalanx II* del dígito II, *phalanx II* del dígito III) y 14 adelantamientos (*os basioccipitale*, *os exoccipitale*, *ala parasphenoidalis*,

ossa otica, os parietale, os dentale, vertebrae thoracicae -corpus-, vertebrae cervicales -arcus-, costa vertebralis, scapula, os coracoideum, phalanx proximalis digiti majoris, phalanx distalis digiti majoris, os metatarsale I).

En los Psittaciformes, en relación a las Neoaves, los eventos sinapomórficos son 14: ocho son retrasos (*os parietale, os frontale, os nasale, os jugale, sternum, clavicula, radius y ulna*) y seis adelantamientos (*vertebrae synsacrales -corpus-, os carpi radiale, os carpi ulnare, ilium, pubis, os metatarsale III*).

Myiopsitta monachus se caracteriza por el retraso de la osificación de 19 elementos: del complejo cráneo-mandibular el *os pterygoideum*, el *os dentale*, el *os supra-angulare* y el *os angulare*; de la cintura pectoral y miembro anterior la *scapula*, el *os coracoideum*, la *clavicula*, el *humerus*, el *radius*, la *ulna*, el *os metacarpale majus III*, el *os metacarpale minus IV*; y del miembro posterior el *femur*, el *tibiotarsus*, la *fibula*, el *os metatarsale II*, el *os metatarsale III*, el *os metatarsale IV* y la *phalanx I* del dígito IV. En *Myiopsitta monachus* también ocurre el adelantamiento de la osificación de 22 elementos: del complejo cráneo-mandibular y aparato hioideo el *os supraoccipitale*, el *os laterosphenoidale*, el *os ectethmoidale*, el *os mesethmoidale*, el *os articulare*, el *basihyale*, el *urohyale* y el *epibranchiale*; de la columna vertebral los *corpora* de las *vertebrae synsacrales* y de las *vertebrae caudales*, el *pygostylus*, los *processus transversus* de las *vertebrae thoracicae* y de las *vertebrae synsacrales*, los *arci* de las *vertebrae caudales* y de las *vertebrae synsacrales*, las *costa sternalis* y los *processus uncinatus*; y de la cintura pectoral y miembro anterior el *sternum*, el *os carpi radiale*, el *os carpi ulnare*, el *os metacarpale alulare (II)* y la *phalanx digiti minoris*.

En el complejo cráneo-mandibular de *Melopsittacus undulatus* ocurren ocho osificaciones tardías y ocho osificaciones tempranas de los mismos elementos que en *Myiopsitta monachus*, sumado a los retrasos exclusivos de *Melopsittacus undulatus* que incluyen al *os maxillare*, al *os palatinum*, al *os quadratojugale* y al *ceratobranchiale*.

Finalmente en *Taeniopygia guttata*, respecto del nodo Passerimorphae, ocurren 12 retrasos y 15 adelantamientos de elementos en la secuencia de osificación.

IV.3 Musculatura mandibular de *Myiopsitta monachus*

IV.3.1 Descripción de la musculatura mandibular

***M. pseudomasseter (PM)*:** El PM tiene un origen aponeurótico en el *processus orbitalis* del *os lacrimale* (Figuras IV.11A,B; IV.12A,B,D). Algunas fibras se extienden ventralmente cubriendo la cara lateral de la porción anterior del *arcus jugalis*. La inserción del PM es carnosa junto con el *m. adductor mandibulae externus superficialis* (Figura IV.12F). Este músculo eleva la mandíbula.

***M. adductor mandibulae externus superficialis (AMEs)*:** Sinonimia, AME *medius* (Hofer 1950), AME *ventralis* (Burton 1974, Zusi 1993, Sustaita 2008), AME *profundus* (Tokita 2004). Este músculo se origina mediante un fuerte tendón ubicado en el extremo distal del *processus zygomaticus* del *os squamosum* (Figuras IV.11A,B; IV.12A,B,D). Se extiende rostro-ventralmente y tiene una inserción carnosa y extensa en la cara lateral de la mandíbula, anterior a la inserción del *m. pterygoideus ventralis* (Figura IV.12F). Este músculo eleva la mandíbula.

***M. adductor mandibulae externus profundus (AMEp)*:** Sinonimia, AME *superficialis* (Hofer 1950, Tokita 2004), AME *rostralis* (Burton 1974, Sustaita 2008). El origen del AMEp es carnoso y se localiza en la *fossa temporalis* del *os squamosum*, en los bordes dorso-lateral y medial del *processus zygomaticus* y en una porción pequeña de la pared caudal de la órbita, medialmente al *processus postorbitalis* (Figuras IV.11A,B; IV.12A,B,D). Se extiende rostro-ventralmente y se inserta mediante un tendón en el *processus coronoideus* de la mandíbula y mediante una porción carnosa caudal a éste (Figura IV.12F). Este músculo eleva la mandíbula.

***M. adductor mandibulae externus medialis (AMEm)*:** Este músculo es indistinguible anatómicamente del AMEp y del AMEs.

***M. adductor mandibulae posterior (AMP)*:** Este músculo tiene un origen carnoso en la cara lateral del *os quadratum*, anteriormente a la *cotyla quadratojugalis* (Figuras 11E; 12B,H). Se extiende rostro-ventralmente y su inserción es carnosa y tendinosa en la cara medial de la mandíbula, dorsal a la inserción del *m. pterygoideus dorsalis* y caudal a la inserción del *m. pseudotemporalis superficialis* (Figura 12E). Este músculo eleva la mandíbula.

M. pseudotemporalis superficialis (Pss): El Pss se origina en el *area muscularis aspera* del *os laterosphenoidale* (Figuras IV.11C-E; IV.12A,D). Se extiende rostro-ventralmente y se inserta en la cara medial de la mandíbula, anteriormente a las inserciones de los músculos *pterygoideus dorsalis* y *adductor mandibulae posterior* y rostro-dorsalmente a la *fenestra rostralis mandibulae* (Figura IV.12E). Este músculo eleva la mandíbula.

M. tensor periorbitae (TP): Este músculo laminar se localiza medialmente al *m. pseudotemporalis superficialis* (Figura IV.11C). Tiene un origen carnoso en la porción caudo-dorsal de la órbita y una inserción carnosa localizada caudalmente al *foramen opticum* (Figuras IV.12A,D). El TP separa el ojo de los músculos aductores.

M. pseudotemporalis profundus (Psp): Ausente en *Myiopsitta monachus*.

M. protractor pterygoideus et quadrati (PPtQ): El PPtQ presenta dos vientres (Figuras IV.11C-E) con origen carnoso en la porción caudo-ventral del *septum interorbitale* (Figuras IV.12A,C,D). Ambos vientres se extienden ventro-lateralmente y tienen una inserción carnosa y tendinosa en la cara medial del *os quadratum*, en los *processus mandibularis* y *orbitalis* (Figura IV.12G) y en la cara medial de la región proximal del *os pterygoideum*. Al contraerse, el PPtQ rota anteriormente al *os quadratum*, que empuja hacia adelante al *os pterygoideum*, al *os palatinum* y al *arcus jugalis*, permitiendo los movimientos proquinéticos.

M. ethmomandibularis (EM): Este músculo de gran tamaño presenta dos vientres (Figuras IV.11B,D). El origen, simple y carnoso, se localiza en la porción rostro-dorsal de la órbita (*ossa ectethmoidale* y *mesethmoidale*) (Figuras IV.12A,B). La inserción del EM es simple, carnosa y mediante un tendón de gran tamaño en un tubérculo localizado en la cara medial de la mandíbula, anteriormente a la *fenestra rostralis mandibulae* (Figura 12E). La contracción del EM eleva la mandíbula.

M. pterygoideus dorsalis (Ptd): El Ptd es un músculo de gran tamaño (Figuras IV.11D,F) con origen carnoso en la cara dorsal del *os palatinum* y del *os pterygoideum* (Figuras IV.12A,B,D). Se extiende ventro-caudalmente, cubriendo dorsalmente al *m. pterygoideus ventralis*. La inserción del Ptd es carnosa en la cara medial de la mitad caudal de la mandíbula y en una fosa oval amplia de la porción ventral de la zona articular (Figura IV.12E).

M. pterygoideus ventralis (Ptv): El Ptv es un músculo de gran tamaño (Figuras

IV.11A-D,F) que consiste en dos partes, la *pars palatina* (pa) y la *pars pterygoidea* (pt). La *pars palatina* tiene un origen carnososo y tendinoso en la porción distal del *os palatinum* (Figuras IV.12A-D), mientras que la *pars pterygoidea* tiene un origen carnososo en la cara ventral del *os pterygoideum*, medialmente a la inserción del *m. protractor pterygoideus et quadrati* y ventralmente a la *apertura auris externae* (Figura IV.12C). El Ptv se extiende ventro-caudalmente y se inserta carnososo en la cara caudo-lateral de la mandíbula (Figura IV.12F). La porción ventral del Ptv se encuentra parcialmente cubierta por los músculos de la lengua *stylohyoideus* y *serpihyoideus*. Ambos *m. pterygoideus dorsalis* y *m. pterygoideus ventralis* elevan la mandíbula y deprimen la maxila de manera simultánea.

***M. depressor mandibulae* (DM):** Este músculo se subdivide en tres porciones (Figuras IV.11A,F). La *pars superficialis* (DMs) tiene un origen carnososo y tendinoso en la porción caudo-lateral de la región occipital del cráneo, en la *fossa subtemporalis* y sobre la porción lateral del *processus paraoccipitalis* (Figuras IV.12A-C) y se proyecta ventralmente y se inserta carnososo en la *fossa caudalis* (Figura IV.12E). La *pars intermedia* (DMi) y la *profunda* (DMp) se encuentran fusionadas dorsalmente y se originan mediante una aponeurosis en el *processus paroccipitalis*, anteriormente al origen del DMs (Figuras IV.12A-D). Ambas partes tienen una inserción carnososa e independiente en la porción más anterior de la *fossa caudalis*, una al lado de la otra (Figura IV.12E). El DM deprime la mandíbula y actúa conjuntamente con el *m. protractor pterygoideus et quadrati* en la apertura del pico.

IV.3.2 Modelización biomecánica, área de sección fisiológica transversal y fuerza de mordida

La media de las masas musculares, el área de sección fisiológica transversal (ASFT), las fuerzas de entrada (Fe), de salida (Fs) y la ventaja mecánica (VM) de la modelización biomecánica para cada músculo calculados con el pico cerrado (0°) y con el máximo grado de apertura posible (54°) se presentan en la Tabla IV.7.

La masa total promedio de los músculos aductores es de 1,584 g, mientras que la masa total promedio del depresor es de 0,196 g. En conjunto, las masas musculares de los aductores y del depresor representan el 1,483% de la masa corporal. Los valores del ASFT calculados varían desde 4,543 mm² para el PPtQ hasta 24,156 mm² para el Ptv(pa). La Fe para el Ptv es la mayor, siendo casi el doble que la Fe de los músculos Ptd y EM (el segundo músculo que

ejerce mayor Fe) y el triple que la Fe de los músculos AMEp y AMEs. Los valores de VM difieren de acuerdo al ángulo de apertura del pico, siendo mayores con el pico cerrado. Por lo tanto, los valores de Fs calculados también varían en proporción y son menores con el máximo grado de apertura del pico para todos los músculos. La fuerza de mordida calculada es de 12,98 N (Newton) con el máximo grado de apertura del pico y de 16,74 N con el pico cerrado.

IV.4 Miogénesis mandibular de *Myiopsitta monachus*

Estadio 24. En cortes sagitales se observa el precursor muscular mandibular localizado en el primer arco faríngeo, ubicado rostro-ventralmente al *ganglion trigeminale* y rostralmente a la primera hendidura faríngea (Figura IV.13A).

Estadio 25. En cortes sagitales superficiales se observa el precursor muscular dividido en dos porciones: una ventral de mayor tamaño y una dorsal más pequeña (Figura IV.13B). En cortes sagitales mediales se observa el precursor muscular único y en su porción central se observa el *nervus mandibularis* del *ganglion trigeminale* (Figura IV.13C).

Estadio 27. En el precursor muscular, de mayor tamaño que en los estadios anteriormente descritos, se pueden distinguir tres porciones: lateral, intermedia y medial. En cortes sagitales superficiales se observa la porción lateral del precursor muscular que representa el precursor de los *mm. adductor mandibulae externus superficialis* (AMEs) y *profundus* (AMEp) (Figuras IV.13D, 14A). Se observa también el *nervus mandibularis* unido al *ganglion trigeminale* que corre desde una posición caudo-dorsal a una rostro-ventral, paralelo al precursor de los *mm. adductor mandibulae externus* y atravesándolo en su porción media (Figuras IV.13D, 14A). A partir de la porción dorsal del precursor muscular lateral surge el precursor del *m. protractor pterygoideus et quadrati* (PPtQ), ubicado rostralmente al *ganglion trigeminale* (Figura IV.13D). También se observan el *quadratum* cartilaginoso y el cartílago de Meckel que articulan entre sí (Figura IV.14A). En cortes sagitales más profundos se observa la porción intermedia que consiste en los precursores del *m. pseudotemporalis superficialis* (Pss) y del *m. adductor mandibulae posterior* (AMP) (Figura IV.14B). En cortes sagitales más profundos se observa la porción medial que consiste en los precursores del *m.*

pterygoideus dorsalis (Ptd) y del *m. pterygoideus ventralis* (Ptv) (Figura IV.14C).

Estadio 29. De modo similar al estadio 27, aunque con un grado de desarrollo mayor, en cortes sagitales superficiales se observan los precursores musculares del PPtQ y del AMEs + AMEp (Figura IV.14D). En cortes sagitales intermedios se observa la masa de tejido precursor que dará origen al Pss rostral y al AMP caudal (Figura IV.15A) y en cortes sagitales mediales se observa el precursor que dará origen al Ptd dorsal y al Ptv ventral (Figura IV.15B).

Estadio 31. En cortes sagitales mediales se observa el *m. ethmomandibularis* (EM) ubicado rostralmente al precursor de los músculos Ptd + Ptv y con orientación dorso-ventral de las células que darán origen a las fibras musculares (Figuras IV.15C,D). A nivel del precursor de los *mm. pterygoideus* se observa el ingreso de tejido que lo divide en diferentes regiones, marcando la probable división del precursor en el Ptd y el Ptv (Figura IV.15D).

Estadio 34. En cortes coronales se observa el EM de mayor tamaño y con orientación dorso-ventral de sus células (Figura IV.16A), mientras que en cortes coronales caudales se observan el Pss y las divisiones de los músculos Ptv y Ptd y de los músculos AMEs y AMEp (Figura IV.16B). En cortes sagitales se observa también el EM elongado rostro-dorsalmente y la división de los músculos Ptd y Ptv definida (Figura IV.16C).

Estadio 36. En cortes coronales superficiales se observa el EM unido al *septum interorbitale* cartilaginoso conformándose su origen (Figura IV.17A) y su ubicación dorsal al *palatinum* parcialmente osificado (Figura IV.17B). También se observa al *dentale*, al *spleniale* y al *arcus jugalis* parcialmente osificados (Figura IV.17B). En cortes coronales caudales se observa definida la configuración muscular y la individualización del AMEs, del AMEp, del AMP, del Ptd, del Ptv, del Pss, y del PPtQ y sus dos vientres y parte de su origen en el *quadratum* (Figura IV.17C). También se observa al *supra-angulare* y al *pterygoideum* parcialmente osificados (Figura IV.17C).

Estadio 38. En cortes coronales se observa la inserción tendinosa del EM en la porción medial de la mandíbula y la división entre los dos vientres que lo conforman (Figura IV.17D). Se observa toda la musculatura, de mayor tamaño que en el estadio anterior. En cortes caudales se observa al Ptv que pasa por debajo de la mandíbula y se extiende hacia la cara lateral de la misma (sitio de futura inserción) (Figura IV.18A).

Pichones. El *m. pseudomasseter* (PM) se detecta a los dos días luego de la eclosión

como una proyección dorsal de la aponeurosis que envuelve al AMEs, que pasa lateralmente al *arcus jugalis* y que contacta con el *processus orbitalis* del *os lacrimale* (Figuras IV.18B,C). Recién en pichones de siete días de edad pueden observarse algunas fibras musculares que se extienden cubriendo la cara lateral de la porción anterior del *arcus jugalis* (Figura IV.18D).

IV.5 Reconstrucción ancestral de las novedades evolutivas

La reconstrucción del estado ancestral de las novedades evolutivas no arrojó ningún conflicto entre los modelos de verosimilitud y parsimonia, por lo cual se muestran únicamente los resultados del modelo de parsimonia (Figuras IV.19, 20, 21).

El modelo mostró que la ausencia del *arcus suborbitalis* (Figura IV.19) es la condición ancestral. Este estado se encuentra preservado en el 50% de los taxones incluidos en el análisis y se observa una distribución heterogénea. La familia Cacatuidae (*Cacatua* + *Probosciger* + *Nymphicus*) cambia al estado derivado, mientras que el clado formado por *Aprosmictus* + *Eclectus* + *Tanygnathus* retienen la condición ancestral. Dentro de los psitácidos Neotropicales (subfamilia Arinae *sensu* Joseph et al. 2012), la presencia del *arcus suborbitalis* evolucionó dos veces y *Nandayus* muestra una reversión.

Respecto del *m. pseudomasseter*, el músculo podría haber tenido un origen evolutivo único y su presencia es la condición ancestral (Figura IV.20). Este estado se mantiene en el 62% de las especies y no se observa ninguna reversión. Dentro de los loros Neotropicales, cambios a la condición derivada ocurren en la mitad de los taxones incluidos en este análisis.

En relación a la evolución de los dos vientres del *m. ethmomandibularis* presentes en *Ara*, *Anodorhynchus* y *Myiopsitta* o de un vientre único (como en el resto de las especies estudiadas), la reconstrucción no es concluyente. Entre los Psittaciformes Neotropicales, la presencia de un vientre único pareciera ser la condición ancestral (Figura IV.21).

CAPÍTULO V

Discusión

V.1 Desarrollo embrionario de *Myiopsitta monachus* y comparación con otras Aves

V.1.1 Comparación entre los estadios de desarrollo embrionario de *Myiopsitta monachus* y otras Aves

El desarrollo embrionario de las aves es morfológicamente conservativo en general, aunque variable en las tasas de crecimiento (Nagai et al. 2011). Se encontraron diferencias principalmente en los estadios tardíos de las trayectorias del desarrollo de ciertos caracteres exomorfológicos en *Myiopsitta monachus* en comparación con otras aves que evidencian algunos eventos heterocrónicos.

Los Galliformes son aves precociales, los pichones nacen con el plumaje completo, los ojos abiertos y son capaces de abandonar el nido y alimentarse por sí mismos; mientras que los Psittaciformes son altriciales, los pichones nacen con poco plumaje, los ojos cerrados, permanecen en el nido y son alimentados por sus padres (Starck & Ricklefs 1998). Los Psittaciformes y Galliformes son considerados parientes lejanos y en todos los esquemas sistemáticos los Galliformes son basales en relación a los Psittaciformes (e.g. Jarvis et al. 2014). Además, la precocidad es la condición ancestral respecto de la altricialidad (Starck 1993). En este contexto, la dirección de los cambios de las trayectorias de desarrollo se analiza en *Myiopsitta monachus* (y otros Psittaciformes) respecto de *Gallus gallus domesticus*.

En primer lugar, la aparición de los primordios de las plumas ocurre posteriormente en la trayectoria del desarrollo en *Myiopsitta monachus* (estadio 31) y en *Nymphicus hollandicus*

(estadio 32, Tokita 2004) en comparación con *Gallus gallus domesticus* (estadio 30, Hamburger & Hamilton 1951). Como consecuencia, el pichón de *Myiopsitta monachus* eclosiona prácticamente sin plumas (sólo con algunos pocos plumones), característica que comparte con otras aves altriciales. Esta diferencia puede deberse a un post-desplazamiento en la aparición de los primordios de las plumas y a una aceleración posterior en *Myiopsitta monachus*, debido a que resultan en adultos isomórficos (plumaje completo en adultos de *Myiopsitta monachus* y de *Gallus gallus domesticus*). De manera similar sucede en la semialtricial lechuza de campanario *Tyto alba*, que al eclosionar se encuentra cubierto de plumones y los primordios de las plumas también aparecen tardíos en el desarrollo embrionario (estadio 32, Köppl et al. 2005).

Los primordios de los miembros anteriores son inicialmente de mayor tamaño que los de los miembros posteriores en *Myiopsitta monachus*. Esta condición es la misma que la descrita para *Nymphicus hollandicus* (Tokita 2004) y la inversa que la descrita para *Gallus gallus domesticus* (Hamburger & Hamilton 1951). Además, más adelante en el desarrollo, los miembros anteriores y posteriores presentan un desarrollo relativo similar en *Myiopsitta monachus*, al contrario que en *Gallus gallus domesticus* donde los miembros posteriores son de mayor tamaño que los anteriores (Hamburger & Hamilton 1951). Este grado de desarrollo diferencial de los miembros puede deberse a cambios en las tasas del desarrollo en *Myiopsitta monachus* en comparación con *Gallus gallus domesticus*: inicialmente hay una aceleración de los primordios de los miembros anteriores y una desaceleración de los primordios de los miembros posteriores, seguido de una desaceleración de los miembros posteriores. Estos caracteres pueden estar asociados a los diferentes hábitos locomotores entre *Myiopsitta monachus* (voladora) y *Gallus gallus domesticus* (caminadora). Diferencias en las tasas de crecimiento de los miembros han sido señaladas en otras especies. Por ejemplo, el precocial y cursorial emú *Dromaius novaehollandiae* tiene una tasa de crecimiento notablemente reducida en los miembros anteriores (Nagai et al. 2011). También, en el altricial y volador zorzal real *Turdus pilaris*, los miembros anteriores son mayores que los miembros posteriores (Blom & Lilja 2005).

Durante el estadio 35 y en adelante, cambios sustanciales ocurren en los dígitos de miembros posteriores tanto en *Myiopsitta monachus* como en *Gallus gallus domesticus* (ver más adelante en sección V.1.2). Por su parte, *Myiopsitta monachus* desarrolla una pata de tipo

zigodáctila (dígitos II y III hacia adelante y dígitos I y IV hacia atrás), mientras que *Gallus gallus domesticus* desarrolla una pata de tipo anisodáctila (dígitos II, III y IV hacia adelante y dígito I hacia atrás).

La curvatura ventral de la maxila característica de los Psittaciformes, se observa previo a la eclosión y en el estadio 40+ en *Myiopsitta monachus*, aunque los pichones comienzan a alimentarse por sí mismos varios días luego de la eclosión. Imágenes disponibles de *Nymphicus hollandicus* (Tokita 2004) permiten inferir que lo mismo ocurre en esta especie. La curvatura ventral de la maxila no está presente en *Gallus gallus domesticus* (Hamburger & Hamilton 1951).

V.1.2 Adquisición de la disposición zigodáctila de los dígitos del miembro posterior en *Myiopsitta monachus* y otros Psittaciformes

La disposición zigodáctila de los dedos conforman una especialización del miembro posterior de las aves que se identifica en los Psittaciformes con habilidades que incluyen perchar, trepar, colgarse y moverse fácilmente en árboles y en el suelo, además de proporcionarles habilidades manipulativas (Carril et al. 2014a y bibliografía allí citada). La zigodactilia es considerada como una modificación de la disposición anisodáctila que evolucionó independientemente en diferentes taxones y se encuentra presente en Psittaciformes, Cuculidae, Piciformes y Leptosomiformes (Botelho et al. 2014, Mayr 2014).

En *Myiopsitta monachus*, la retroversión del dígito IV comienza en el estadio 35 (Figura IV.5A) y se completa en el estadio 36 (Figura IV.5B). Estas observaciones son similares a las descritas para el periquito común *Melopsittacus undulatus* (Botelho et al. 2014). Tokita (2004) por su parte, no hace referencia al respecto en su descripción del desarrollo embrionario de *Nymphicus hollandicus*. La rotación del dígito IV ocurre luego de la reducción mediante apoptosis de las membranas interdigitales que unen a todos los dígitos del miembro posterior desde el estadio 29 al 34, tanto en *Myiopsitta monachus* como en *Melopsittacus undulatus* (Botelho et al. 2014).

Al comparar con otras Aves, los cambios más importantes en los dígitos del miembro posterior ocurren también en los estadios 29 en adelante. En *Gallus gallus domesticus* las membranas interdigitales desaparecen durante el estadio 35 (Hamburger & Hamilton 1951, Sanz-Ezquerro & Tickle 2003, Bellairs & Osmond 2005). Durante el estadio 29 del desarrollo

embrionario de *Tyto alba*, los cuatro dígitos del miembro posterior presentan membranas interdigitales que se reducen y adquieren concavidad durante el estadio 32 y desaparecen finalmente en el estadio 35 (Köppl et al. 2005).

Otro proceso importante que ocurre durante la morfogénesis de los dígitos del miembro posterior es la reducción (en *Melopsittacus undulatus*) del *musculus extensor brevis digiti IV* durante el estadio 35 y que pudiera estar relacionada con la retroversión del dígito IV (Botelho et al. 2014). El *musculus extensor brevis digiti IV* también se encuentra ausente en adultos de *Myiopsitta monachus* (Carril et al. 2014a).

El estudio de la posición de los dígitos resulta interesante porque implica transformaciones profundas, porque el tipo de pie se suele emplear para establecer relaciones dentro de Aves, y porque uno de los debates en curso en el campo de la ornitología se refiere al establecimiento de homologías entre los dedos. La formación y el crecimiento de los dígitos proporcionan información importante sobre la evolución de la diversidad morfológica. Particularmente, el desarrollo de la pata zigodáctila podría complementar los estudios morfológicos sistemáticos y evolutivos de Psittaciformes y las relaciones entre los Telluraves (el clado que incluye a la mayoría de las aves arborícolas según Yuri et al. 2013) y otras Neornithes.

V.1.3 Comparación de mediciones morfológicas y crecimiento de embriones entre *Myiopsitta monachus* y otras Aves

Las mediciones cuantitativas de los caracteres morfológicos externos de los embriones de *Myiopsitta monachus* han resultado de utilidad en la caracterización del desarrollo y al momento de realizar comparaciones con otras Aves.

Se encontró una correlación positiva entre la LE (longitud total del embrión) y los estadios en *Myiopsitta monachus* ($r^2 = 0,98$, $p < 0,05$) y en *Nymphicus hollandicus* ($r^2 = 0,98$, $p < 0,05$). En *Nymphicus hollandicus*, los valores de LE son mayores durante toda la trayectoria del desarrollo embrionario (Figura IV.6E), probablemente debido a que presenta un mayor tamaño corporal que *Myiopsitta monachus* (un ejemplar adulto de *Nymphicus hollandicus* mide 33 cm, Rowley 1997; mientras que un ejemplar adulto de *Myiopsitta monachus* mide 28-29 cm, Collar 1997). Además, *Nymphicus hollandicus* muestra un crecimiento acelerado de la LE en los últimos estadios, pudiendo en comparación ocurrir una

desaceleración en la tasa de desarrollo de *Myiopsitta monachus*.

En comparación con la información disponible para *Gallus gallus domesticus* (Hamburger & Hamilton 1951), las regresiones positivas entre la LP (longitud total del pico) y los estadios muestran una aceleración (mayor pendiente) y mayores valores en *Myiopsitta monachus* (*Myiopsitta monachus*, $r^2 = 0,88$, $p < 0,05$, pendiente 0,06; *Gallus gallus domesticus*, $r^2 = 0,98$, $p < 0,05$, pendiente 0,04; Figura IV.6F), que indican picos más largos y con tasas de crecimiento mayores. Por el contrario, las regresiones positivas entre la LMP (longitud del dedo III del miembro posterior) y los estadios muestran una desaceleración (menor pendiente) y valores menores en *Myiopsitta monachus* (*Myiopsitta monachus*, $r^2 = 0,89$, $p < 0,05$, pendiente 0,06; *Gallus gallus domesticus*, $r^2 = 0,98$, $p < 0,05$, pendiente 0,08; Figura IV.6F), que indican dedos III más cortos y con tasas de crecimiento menores. Aunque los coeficientes de correlación son mayores para *Gallus gallus domesticus* que para *Myiopsitta monachus*, los valores de “r” son cercanos a uno en ambas especies y no hay diferencias significativas entre ellos.

V.2 Esqueletogénesis de *Myiopsitta monachus* y heterocronías de secuencias

V.2.1 Esqueletogénesis de *Myiopsitta monachus*

Las secuencias de osificación están influenciadas por diversos factores como el desarrollo muscular, los movimientos embrionarios, constricciones y modularidad, la secuencia de condricificación y el origen de las células óseas, el dimorfismo sexual y variables ecológicas como la temperatura, la humedad y el estilo de vida (Maxwell 2008b). Por el contrario, otros factores como el tamaño del embrión, el período de incubación o el uso de ejemplares recolectados a campo o incubados en laboratorio no influyen en las secuencias de osificación (Maxwell 2008a, 2008b, 2008c, 2009). Tampoco la precocialidad y la altricialidad afectan a la secuencia (Starck 1993, Maxwell 2009, Maxwell et al. 2010), pero al momento de la eclosión, las aves precociales presenta un mayor grado de osificación que las altriciales y los esqueletos de las altriciales se encuentran retardados respecto del de las precociales (Starck 1993, Blom & Lilja 2004). Al respecto, en *Myiopsitta monachus*, al momento de la eclosión el 23,25% de los elementos analizados no se encuentran osificados, incluyendo

principalmente huesos del *ossa cranii*, del *apparatus hyobranchialis*, de la *columna vertebralis* y del *membri thoracici*. En la bibliografía (Starck 1993), se ha registrado que en aves precociales el inicio de la osificación de la *columna vertebralis* ocurre en los estadios 36-38 y al momento de la eclosión todos los elementos vertebrales están osificados incluyendo el *pygostylus*, mientras que en aves altriciales el inicio de la osificación de esos elementos ocurre en estadios posteriores y al nacer presentan todavía elementos cartilagosos. En *Myiopsitta monachus* el inicio en la osificación de la *columna vertebralis* comienza en el último estadio del desarrollo con las *vertebrae* (estadio 40+) y finaliza con la osificación del *pygostylus* luego de la eclosión (nueve días de edad). También las *costa sternalis*, el *sternum*, el *os supraoccipitale*, el *os articulare* y el *urohyale* comienzan su osificación luego de la eclosión y los elementos de la cintura pélvica no están fusionados al nacer como lo descrito para otras aves altriciales y contrario a lo que ocurre en aves precociales (Starck 1993).

En la esqueletogénesis de *Myiopsitta monachus* se observa que no hay una correlación entre la secuencia de osificación y el estadio de desarrollo embrionario. De esta manera, un embrión asignado a un estadio en base a los caracteres exomorfológicos puede presentar distintos números de elementos osificados. Por ejemplo, los elementos de la cintura pélvica en embriones del estadio 36 pueden o no estar osificados.

La secuencia de osificación durante el desarrollo prenatal de *Myiopsitta monachus* muestra un patrón general similar al descrito para otras Aves Neornithes (Tokita 2003; Maxwell 2008a, 2008b, 2008c, 2009; Maxwell & Harrison 2008; Maxwell & Larsson 2009; Maxwell et al. 2010; Mitgutsch et al. 2011). Los primeros elementos del esqueleto en osificar en la secuencia son los huesos largos de ambos miembros y luego se osifican los elementos distales que aparecen en distinto orden. En el cráneo se osifican primero elementos del *ossa maxillae et palati* y los *ossa mandibulae*. La *columna vertebralis* se osifica en sentido antero-posterior. Sin embargo, el atlas surge posteriormente a las *vertebrae cervicales* como también ocurre en algunas Paleognathae (Maxwell & Larsson 2009). Tales cambios en la secuencia de osificación pueden estar asociados con el desarrollo de la musculatura cervical y/o con los movimientos tempranos de la cabeza (Maxwell & Larsson 2009).

Particularmente en *Myiopsitta monachus*, los elementos de la cintura pectoral osifican en noveno orden, excepto por el *sternum* que los hace en el orden 39, mientras que los de la cintura pélvica osifican en el decimoquinto orden.

En los miembros posteriores de *Myiopsitta monachus* los últimos elementos en osificar son las *phalanx II* y *phalanx III* del dígito IV entre los 0-5 días luego de la eclosión, mientras que en los miembros anteriores los últimos elementos en osificar son el *os carpi radiale* y el *os carpi ulnare* a los 21 días luego de la eclosión. Por lo tanto, los *ossa membri pelvici* finalizan su osificación antes que los *ossa membri thoracici*. Esta situación podría estar vinculada a la condición altricial de *Myiopsitta monachus* en la cual los pichones permanecen en el nido y pueden desplazarse mediante el uso de los miembros posteriores, pero son capaces de volar al abandonar el nido más tardíamente. Además, durante el desarrollo de los miembros en los vertebrados en general, la morfogénesis y la esqueletogénesis son fenómenos independientes, es decir, que no siguen el gradiente morfogenético próximo-distal (Maisano 2002a). Este patrón se observa también en *Myiopsitta monachus*, donde algunos elementos distales del autopodio osifican antes que elementos proximales del autopodio (véase Tabla IV.2). Es interesante resaltar también que las últimas falanges en osificar en miembros posteriores son las de menor tamaño, patrón similar al observado previamente en algunas Ratites (Maxwell & Larsson 2009).

V.2.2 Análisis filogenético de las secuencias de osificación

La secuencia de eventos durante el desarrollo embrionario condiciona la forma adulta de manera importante y tiene injerencia en la evolución, por lo cual la secuencia de osificación podría potencialmente contener un componente capaz de revelar la historia evolutiva de una especie o grupo (Maxwell 2008c). Las secuencias de osificación comprenden a los patrones de la formación ósea que muestran cierto grado de conservación entre las aves, pero no son invariantes y se producen diferencias intraespecíficas, entre especies relacionadas y entre los grupos taxonómicos superiores, pudiendo evidenciarse heterocronías (Maxwell 2008c, Maxwell et al. 2010).

Las aves conforman un grupo adecuado para el estudio de la evolución de las secuencias de osificación debido a que existe consenso en las divergencias más basales de los clados y, si bien comparten un plan corporal básico, presentan cierto grado de diferenciación morfológica y ecológica, y la manera en que ambos afectan al desarrollo del esqueleto puede ser testeada (Maxwell 2008c). En las aves, la formación del esqueleto comienza en los últimos estadios del desarrollo embrionario y se continúa luego de la eclosión siguiendo un

patrón o secuencia determinada para cada especie (Maxwell 2008a, 2008c, 2009). Las secuencias de osificación son poco conocidas para las aves en general, aún cuando la información que proporcionan pueden ser útiles en la determinación de homologías, identificación de taxones, heterocronías y en la determinación de relaciones filogenéticas (Feduccia & Nowicki 2002; Maisano 2002a, 2002b; Maxwell 2008a, 2008b, 2008c, Maxwell & Larsson 2009, Mitgutsch et al. 2011), así como también en la identificación y asignación de estadios de desarrollo de especímenes de embriones fósiles mediante la utilización del método “*extant phylogenetic bracket*” (Balanoff & Rowe 2007).

Los resultados del método de eventos apareados obtenidos en esta tesis, en donde el 78,58% de los estados de carácter resultaron ser de distribución homogénea, permiten reafirmar que el patrón general de la secuencia de osificación en las Aves es relativamente conservado (Maxwell & Larsson 2009, Maxwell et al. 2010, Mitgutsch et al. 2011).

Los resultados del método “cracking” de eventos apareados en el análisis de variaciones intraespecíficas de taxones lejanamente emparentados mostraron altas tasas de cambios evolutivos y, por lo tanto, una ubicación de los cambios en los nodos terminales que se ven reflejados como altos niveles de homoplasias. Este patrón puede reflejar la rápida evolución de las secuencias o podría ser resultado de un artefacto en la metodología debido a que se tratan a los caracteres de manera independiente y se reconstruyen secuencias “no reales” en los nodos ancestrales (Bininda-Emonds et al. 2003, Harrison & Larsson 2008). Patrones similares se obtuvieron en otros estudios (e.g. Bininda-Emonds et al. 2003, Mitgutsch et al. 2011) y se sostiene que si se cuenta con una filogenia robusta (como en este caso) ese artefacto potencial quedaría atenuado (Bininda-Emonds et al. 2002).

En el complejo cráneo-mandibular de *Myiopsitta monachus* y *Melopsittacus undulatus* ocurren osificaciones tardías y tempranas de los mismos elementos en relación al nodo Psittaciformes, excepto por algunos retrasos exclusivos de *Melopsittacus undulatus*. En ambas especies ocurre el adelantamiento en la secuencia del *os ectethmoidale* (carácter 13) y del *os mesethmoidale* (carácter 14). Ambos huesos forman parte de la porción rostral de la órbita y contribuyen a la formación del *septum inteorbitale*, que carece de foramen tanto en *Myiopsitta monachus* como en *Melopsittacus undulatus*, además de conformar el sitio de origen del *m. ethmomandibularis* exclusivo de los Psittaciformes (Tokita 2003). Su adelantamiento podría asociarse a la presencia de este músculo novedoso y se corresponde

con la hipótesis que propone que aquellos elementos con importancia funcional osificarán antes en la secuencia (Mabee et al. 2000, Maxwell 2008c). Las secuencias de osificación pueden también estar influenciadas por la reducción o expansión relativa en el tamaño del elemento en el estado adulto en el transcurso de la evolución, donde los elementos pequeños se osifican tarde en la secuencia y viceversa (Maxwell 2008c, Sánchez-Villagra et al. 2008). Esta hipótesis, propuesta originalmente por Huxley (1932), sugiere que el tiempo de inicio de formación de un órgano en el embrión está relacionado con su tamaño en el adulto. En base a ambas hipótesis (de importancia funcional y del tamaño), en *Myiopsitta monachus* y en *Melopsittacus undulatus* ocurren los adelantamientos en la secuencia de los huesos *basihyale*, *urohyale* y *epibranchiale* (caracteres 30, 31 y 33), que pudieran relacionarse con el desarrollo de la lengua y su rol en la manipulación de los alimentos de los Psittaciformes. Sin embargo, según la hipótesis del tamaño, se esperarían también adelantamientos en el *paraglossum*, que particularmente en los Psittaciformes es de gran tamaño. Lo mismo se esperaría en otros elementos óseos craneales de gran tamaño como el *os palatinum* que también en los Psittaciformes es de gran tamaño, o en el *os lacrimale* y el *os squamosum*, cuyos *processus orbitalis* y *processus postorbitalis* respectivamente conforman el *arcus suborbitalis* presente en algunas especies, y donde se origina el *m. pseudomasseter* exclusivo del clado Psittaciformes.

Los patrones de osificación de los elementos post-craneanos encontrados en *Myiopsitta monachus* no pueden ser confrontados con los de ningún otro Psittaciformes, en tanto no existen datos editados. La única información disponible de la esqueletogénesis en Psittaciformes está restringida al complejo cráneo-mandibular de *Melopsittacus undulatus*. De esta manera, la información que se obtuvo en esta tesis es hasta el momento la única disponible para los Psittaciformes y puede condensarse como sigue: en *Myiopsitta monachus* ocurre un retraso de varios elementos post-craneanos, principalmente de huesos largos de ambas cinturas y miembros (e.g. *scapula*, *os coracoideum*, *clavicula*, *humerus*, *radius*, *ulna*, *femur*, *tibiotarsus*, *fibula*, *ossa metatarsales*) y el adelantamiento de varios elementos, principalmente de la columna vertebral (e.g. *vertebraes*, *costa sternalis* y *processus uncinatus*).

Los resultados obtenidos del método “cracking” en la reconstrucción de secuencias de los nodos ancestrales y también en los nodos terminales reflejaron un elevado número de

heterocronías (Figura IV.10). Sin embargo, no fue posible establecer una asociación inequívoca entre las heterocronías de secuencias, ya sean de aceleración o de retardo, con los aspectos funcionales o de tamaño y/o entre precociales y altriciales. En los nodos terminales se observan heterocronías comunes a todas las especies analizadas, como el retraso en la secuencia de los huesos largos de ambos miembros (caracteres 51, 52, 53, 66, 67, 68, 69, 72, 76 y 81). En relación a las heterocronías de los nodos ancestrales, estudios previos que utilizan otras metodologías (e.g. Parsimov, Maxwell 2008c), muestran algunas coincidencias con nuestros resultados: (1) diferencias en el orden de aparición del *os frontale* (carácter 11) y del *ceratobranchiale* (carácter 32) entre Paleognathae y Neognathae, (2) el retraso de la *lámina basiparasphenoidalis* (carácter 6) y de la *phalanx II* del dígito III (carácter 78) en Galloanseres y (3) la aceleración de la *lámina basiparasphenoidalis* (carácter 6) y el retraso del *os quadratum* (carácter 22) en Neoaves.

En los últimos años, los estudios de heterocronías de secuencias se han incrementado debido al surgimiento de nuevos métodos de análisis de secuencias, entre ellos, los filogenéticos como el “cracking” de eventos apareados que analizan las secuencias en un contexto evolutivo y estiman las secuencias nodales ancestrales (Maxwell & Harrison 2009). Las diversas interpretaciones sobre los estados ancestrales, producto de las variadas metodologías que pueden aplicarse, pueden tener profunda influencia en la comprensión de los patrones heterocrónicos. Así, diferentes estimaciones de los estados ancestrales, pueden resultar en reconstrucciones opuestas e interpretaciones disímiles. Sin embargo, el método de “cracking” de eventos apareados utilizado en esta tesis comprende un buen enfoque para el estudio comparado del desarrollo dado que examina la situación en cada nodo interno y analiza en un tiempo razonable una gran cantidad de datos. Como el mapeo de las secuencias de osificación se realiza sobre una filogenia ya establecida, los resultados surgen de los datos de desarrollo y de manera independiente de los datos empleados para construir la filogenia. Esta es una ventaja sobre otros métodos que construyen hipótesis de parentesco a partir de caracteres de eventos apareados y a partir de los cuales pueden surgir reconstrucciones ancestrales “ilógicas” (Bininda-Emonds et al. 2002). De cualquier manera, todos los métodos filogenéticos para el análisis de datos de las secuencias poseen limitaciones y el mejor método a ser empleado continúa siendo una cuestión abierta. El estudio comparado de desarrollo conforma un enfoque útil para la comprensión del papel que la ontogenia desempeña en el

cambio evolutivo, aunque las secuencias de osificación en sí mismas no aportan soluciones sin ambigüedades en las reconstrucciones filogenéticas.

V.3 Musculatura mandibular de *Myiopsitta monachus* y otros Psittaciformes

V.3.1 Anatomía comparada de la musculatura mandibular

El *m. ethmomandibularis* es un músculo aductor exclusivo de los Psittaciformes que está presente en todos los miembros del clado y que deriva del *m. pterygoideus dorsalis* (Hofer 1950, 1953; Burton 1974; Tokita 2004).

El *m. pseudomasseter* deriva embriológicamente del precursor del *m. adductor mandibulae externus* (Tokita 2004) y se une al *processus orbitalis* del *os lacrimale* o al *arcus suborbitalis* en muchos Psittaciformes (Lubosch 1933; Hofer 1950, 1953; Zusi 1993; Tokita 2004). Las disecciones realizadas en ejemplares adultos de *Myiopsitta monachus* permiten afirmar que el *m. pseudomasseter* está fusionado con el *m. adductor mandibulae externus superficialis*. En *Myiopsitta monachus*, el *m. pseudomasseter* consiste en algunas fibras y una lámina aponeurótica que se ubica lateralmente al *arcus jugalis* y se une al *processus orbitalis* elongado. Por el contrario, en otros taxones como *Pionites*, *Cacatua*, *Probosciger* y *Nymphicus*, el *m. pseudomasseter* es un músculo de gran tamaño y presenta un origen extendido rostralmente y/o caudalmente en relación al *m. adductor mandibulae externus superficialis* (Hofer 1950, Zusi 1993, Tokita et al. 2007).

En *Myiopsitta monachus*, el *arcus suborbitalis* está ausente y la órbita esta cerrada ventralmente por un *processus orbitalis* elongado y un *ligamentum suborbitale* corto. El *arcus suborbitalis* ha sido considerado esencial en la fortificación del cráneo frente al estrés causado por la acción muscular (Tokita 2003) y como un sitio de unión muscular (Zusi 1993, Tokita 2003). El *arcus suborbitalis* también puede fusionarse con el *processus zygomaticus* dando lugar a una fenestra temporal que provee un sitio de unión adicional para el *m. pseudomasseter*, como ocurre en los *Cacatuidae* (i.e. *Cacatua*, *Nymphicus* y *Probosciger*) (Hofer 1950, Zusi 1993, Tokita et al. 2007), o para el *m. pterygoideus ventralis* que puede formar el “*venter externus*”, como ocurre en *Cyanoramphus* (Hofer 1950, Burton 1974, Zusi 1993).

Respecto de otros músculos mandibulares, el *m. protractor pterygoideus et quadrati* tiene un origen doble en *Myiopsitta monachus*, mientras que *Anodorhynchus* muestra un origen triple (Porto 2004). El *m. pseudotemporalis profundus* está ausente en *Myiopsitta monachus*, así como también en todos los Psittaciformes de los cuales se conoce la musculatura mandibular (Hofer 1950, 1953; Burton 1974; Porto 2004). Finalmente, en algunos Psittaciformes como *Cyanoramphus* y *Platycercus*, aunque no en *Myiopsitta monachus*, el *m. depressor mandibulae* se expande cranealmente cubriendo el *meatus acusticus externus* (Zusi 1993).

V.3.2 Morfología funcional y fuerza de mordida

En las aves, la apertura del pico es el resultado de la acción de dos músculos: el *m. protractor pterygoideus et quadrati* que eleva la maxila y el *m. depressor mandibulae* que deprime la mandíbula (Bock 1964, Bhattacharyya 2013). En *Myiopsitta monachus*, el músculo protractor del cuadrado está poco desarrollado y mostró el menor valor de área de sección fisiológica transversal (ASFT) cuando se compara con otros músculos mandibulares (Tabla IV.5). Por otra parte, la masa del *m. depressor mandibulae* es considerable, aunque su ASFT se encuentra entre los valores más bajos (Tabla IV.5). Esta falta de concordancia entre la masa muscular y el valor ASFT podría ser debido a que la función principal de este músculo es la de deprimir la mandíbula, inferencia congruente con Zusi (1993), quien postula que los Psittaciformes no se encuentran entre los linajes de Aves que han desarrollado un sistema poderoso de apertura del pico.

El cierre del pico se efectúa por la acción conjunta de diversos músculos que deprimen la maxila y elevan la mandíbula (Bock 1964, Bhattacharyya 2013). En *Myiopsitta monachus*, el *m. adductor mandibulae externus complex*, el *m. pterygoideus* y el *m. ethmomandibularis* son músculos desarrollados que proporcionan una fuerte aducción mandibular.

El ASFT es una estimación directa de la capacidad que tiene un músculo de generar fuerzas, que a su vez está relacionada con su masa, el ángulo de pinnación muscular y la longitud fascicular. Los músculos *pterygoideus ventralis*, *pterygoideus dorsalis* y *ethmomandibularis* muestran los mayores valores de ASFT (Tabla IV.5). Las fibras de estos músculos son cortas y sus masas y ángulos de pinnación son los más altos de todos los músculos medidos. La ventaja mecánica (VM) da un estimado de la cantidad de fuerza necesaria o cuán veloz

puede ser un sistema. Los mayores valores de VM obtenidos fueron los de los músculos *ethmomandibularis*, *pseudotemporalis superficialis* y *adductor mandibulae externus superficialis* y *profundus* (Tabla IV.5). Además, el sitio de unión del *m. adductor mandibulae externus superficialis* es más amplio debido a la presencia del *m. pseudomasseter*, incrementando el brazo de momento de entrada y, por lo tanto, la VM y la fuerza de mordida.

En *Myiopsitta monachus*, la estimación de la fuerza de mordida (FM) relativa a la masa corporal (M) es notablemente mayor ($FM/M = 0,139$) que la de otras Aves que presentan formas de picos similares, como las rapaces. Por ejemplo, en el halcón peregrino *Falco peregrinus*, una rapaz que obtiene a sus presas con la utilización del pico, la fuerza de mordida estimada (16,90 N) es similar a la de *Myiopsitta monachus* (16,74 N), pero su masa corporal es casi seis veces mayor (683,6 g; $FM/M = 0,024$; Sustaita 2008; Tabla V.1). En el gavilán americano *Accipiter striatus*, una rapaz que obtiene a sus presas mediante el uso de sus miembros posteriores, la masa corporal (113,5 g) es similar a la de *Myiopsitta monachus* (120 g), pero la fuerza de mordida estimada es seis veces menor (2,73 N; $FM/M = 0,024$; Sustaita 2008; Tabla V.1).

La información sobre la fuerza de mordida *in vivo* para las aves está restringida a pocos taxones, principalmente Passeriformes (van der Meij & Bout 2004, 2006; Herrel et al. 2005a, 2005b; Degrange et al. 2010; Sustaita & Hertel 2010; Carril 2010; Soons et al. 2010), que se obtuvieron usando transductores de fuerza. A pesar de las diferencias en la metodología, algunas comparaciones se pueden hacer con *Myiopsitta monachus*. Por ejemplo, para el integrante de la familia Estrildidae *Lonchura oryzivora*, la máxima fuerza de mordida registrada es de 9,60 N ($FM/M = 0,315$) y para el integrante de la familia Fringillidae *Mycerobas affinis* es de 38,40 N ($FM/M = 0,548$) (van der Meij & Bout 2004). Resulta interesante que algunos valores de fuerza de mordida para Passeriformes sean superiores a la fuerza de mordida calculada para *Myiopsitta monachus*. Esto podría estar relacionado con las diferentes metodologías utilizadas para obtener el valor de la fuerza de mordida, la simplificación del modelo aplicado y/o con las diferencias en el hábito trófico (van der Meij & Bout 2004, 2006), teniendo en cuenta que muchos Passeriformes comen semillas duras, pero tienen menos capacidad de manipulación en sus complejos cráneo-mandibulares en comparación con los Psittaciformes. Por último, es importante tener en cuenta otros factores que pueden influir en la fuerza

de mordida, como la forma del pico, la presencia de la ranfoteca y la quinesis craneal, que desempeñan un papel importante como disipadores de estrés (Bout & Zweers 2001).

V.4 Miogénesis mandibular de *Myiopsitta monachus* y otros Psittaciformes

Al comparar la miogénesis mandibular entre la cotorra *Myiopsitta monachus* y la cacaúta ninfa *Nymphicus hollandicus*, único Psittaciformes del cual se dispone de información detallada (Tokita 2004), se encontraron similitudes y diferencias. Al igual que lo descrito para *Nymphicus hollandicus*, en *Myiopsitta monachus* el *m. pseudotemporalis profundus* (Psp) no se detectó en ningún momento durante el desarrollo embrionario. El Psp es un músculo aductor presente en la mayoría de las aves que se origina en la superficie lateral del *processus orbitalis* del *os quadratum* y se inserta en la cara medial de la mandíbula, rostralmente al *processus coronoideus*, pero que está ausente en los Psittaciformes adultos de los cuales se conoce la musculatura mandibular (Hofer 1950, 1953; Burton 1974; Porto 2004). La detección del precursor muscular en el primer arco faríngeo ocurre en el estadio (E) 24 tanto de *Myiopsitta monachus* como de *Nymphicus hollandicus*. La aparición del precursor del *m. protractor pterygoideus et quadrati* (PPtQ) ocurre en el E27 de *Myiopsitta monachus* y en el E24 de *Nymphicus hollandicus*. La división del precursor muscular en la porción lateral que dará origen a los *mm. adductor mandibulae externus superficialis* (AMEs) y *profundus* (AMEp), intermedia que dará origen al *m. pseudotemporalis superficialis* (Pss) y al *m. adductor mandibulae posterior* (AMP), y medial que dará origen a los *mm. pterygoideus dorsalis* (Ptd) y *ventralis* (Ptv), son distinguibles en el E27 de *Myiopsitta monachus* y en el E26 de *Nymphicus hollandicus*. Además, la división de los Ptv y Ptd se observa en el E31 de *Myiopsitta monachus* mientras que en *Nymphicus hollandicus* se hace evidente en el E34.

Respecto de las novedades evolutivas de la musculatura mandibular de Psittaciformes, el *m. ethmomandibularis* (EM) se detecta como una proyección rostral del *m. pterygoideus* por primera vez en el E31 de *Myiopsitta monachus* (Figuras IV.15C,D), mientras en *Nymphicus hollandicus* sucede en el E28, y la elongación dorsal de este músculo se observa antes en *Myiopsitta monachus* (E31) que en *Nymphicus hollandicus* (E32). En *Myiopsitta monachus* el EM podría aparecer antes que lo observado, debido a que en el E31 ya se

observa su proyección dorsal, pero no logró detectarse su precursor en estadios anteriores. El sitio de origen en el *septum interorbitale* se observa en el E36 en ambas especies y la inserción en la cara medial de la mandíbula se observa en el E38 de *Myiopsitta monachus* y en el E34 de *Nymphicus hollandicus*.

En relación al *m. pseudomasseter* (PM), en *Myiopsitta monachus* se observa por primera vez en un pichón de dos días de edad como una porción aponeurótica que recubre al *m. adductor mandibulae externus superficialis* y se extiende dorsalmente cubriendo la cara lateral del *arcus jugalis* y contactando con el *processus orbitalis* del *os lacrimale* (Figuras IV.18B,C). Las pocas fibras musculares que lo componen son evidentes a los siete días post-eclosión (Figura IV.18D). La aparición del PM luego de la eclosión se ha registrado también para el inseparable de Namibia *Agapornis roseicollis* que, al igual que *Myiopsitta monachus*, presenta una condición poco desarrollada del PM en el estado adulto (Tokita et al. 2007). Debido a que no existen datos temporales precisos luego de la eclosión del registro de la presencia del PM en *Agapornis roseicollis*, no se pudieron realizar comparaciones con *Myiopsitta monachus*. Por el contrario, en *Nymphicus hollandicus*, que presenta una condición desarrollada del músculo en estado adulto, el PM se reconoce en el E36 (Tokita 2004).

Tokita (2004) postula que la presencia de un mesénquima ectópico es el que interacciona e imparte información espacial sobre el precursor muscular induciendo la formación de una nueva población celular que dará lugar al PM. Posteriormente, el mesénquima se diferencia en una aponeurosis que fija al nuevo músculo al *processus orbitalis* del *os lacrimale* o al *arcus suborbitalis* que ocupan la parte ventral de la órbita (Tokita 2004). El mesénquima ectópico deriva de células de las crestas neurales craneales habiéndose propuesto que éstas son reguladas de manera diferente en los Psittaciformes que en otras aves, y que tales modificaciones son las responsables de la generación de la novedad morfológica durante la evolución (Tokita 2004). Posteriormente, Tokita (2006) estudió la distribución y migración de las células de las crestas neurales craneales mediante técnicas inmunohistoquímicas y concluyó que los patrones de migración son similares entre *Nymphicus hollandicus* y un no-Psittaciformes (i.e. *Gallus gallus*), pero que las células migran antes en el desarrollo de *Nymphicus hollandicus*, resultando en una acumulación y aumento de volumen que produce el mesénquima ectópico, el que a su vez induce la generación del PM.

Tokita (2004) sugiere que tanto el PM como el EM surgen por un proceso heterotópico durante el desarrollo de una parte de sus precursores musculares. Tokita et al. (2007) proponen que se produce una aceleración en la aparición de la interacción entre el mesénquima ectópico y el precursor muscular durante la embriogénesis que genera una condición desarrollada del PM en *Nymphicus hollandicus*, y un retardo de esa interacción que genera una condición no desarrollada en *Agapornis roseicollis*. Sin embargo, siguiendo los lineamientos teóricos de los procesos evolutivos de reprogramación del desarrollo definidos por Arthur (2000, 2004) y en base a las observaciones realizadas, se propone el surgimiento de los músculos EM y PM como producto de un proceso de heterotipia, debido a que ambos representan novedades morfológicas para el clado Psittaciformes y no implican un cambio de lugar en el desarrollo del músculo (heterotopía) ya que los músculos precursores de ambos persisten en su posición usual. Además, siguiendo la filogenia combinada de Tavares et al. (2006) y de Wright et al. (2008), se sugiere que las variaciones en el grado de desarrollo del PM son producto de un proceso heterocrónico de post-desplazamiento para *Myiopsitta monachus* y *Agapornis roseicollis*, que presentan una condición poco desarrollada del PM y son taxones derivados respecto del basal *Nymphicus hollandicus*, que presenta una condición desarrollada del PM.

Esta propuesta se refuerza con los resultados obtenidos en el traceo de las novedades evolutivas dentro de una filogenia establecida (véase más adelante), que indican que la presencia del PM es la condición ancestral del clado Psittaciformes y su ausencia el carácter derivado. De este modo, si la morfogénesis del PM depende de la interacción entre el mesénquima ectópico y el precursor del músculo (Tokita 2004), es más probable que tales alteraciones se hayan producido una única vez en la condición ancestral que en varias ocasiones dentro del orden.

V.5 Novedades del complejo cráneo-mandibular de Psittaciformes y evolución

El traceo de caracteres muestra que el número de vientres del *m. ethmomandibularis* varía dentro de los loros Neotropicales (Figura IV.21). En *Myiopsitta monachus*, el *m.*

ethmomandibularis presenta dos vientres, condición también observada en *Anodorhynchus* y *Ara* (Porto 2004). Por el contrario, *Diopsittaca*, *Orthopsittaca*, *Primolius*, *Aratinga* y *Amazona* presentan un único vientre (Porto 2004). Respecto del *m. pseudomasseter* y del *arcus suborbitalis*, su ocurrencia es variable dentro del clado Psittaciformes (Tokita et al. 2007, Figuras IV.19, 20). Por ejemplo, algunos taxones como *Strigops*, *Diopsittaca*, *Primolius*, *Orthopsittaca* y *Ara* no presentan el *m. pseudomasseter* aunque si presentan el *arcus suborbitalis* (Hofer 1950, 1953; Zusi 1993); mientras que en *Pionites*, *Lorius*, *Eclectus*, *Chalcopsitta*, *Platycercus* y *Agapornis*, el *arcus suborbitalis* está ausente y el *m. pseudomasseter* está presente (Hofer 1950, 1953; Zusi 1993; Tokita et al. 2007), situación inferida en la especie extinta del Plioceno *Nandayus vorohuensis* (Tonni & Noriega 1996, Carril et al. 2014b) y compartida con *Myiopsitta monachus*. El *arcus suborbitalis* y el *m. pseudomasseter* están presentes en *Amazona*, *Aratinga*, *Cyanoramphus*, *Melopsittacus* y en todos los miembros de la familia Cacatuidae (Hofer 1950, 1953; Zusi 1993; Tokita 2003, 2004; Tokita et al. 2007) y ambos están ausentes en *Nestor*, *Tanygnathus*, *Aprosmictus* y *Anodorhynchus* (Hofer 1950, 1953; Zusi 1993; Porto 2004).

Se ha postulado que el *arcus suborbitalis* y el *m. pseudomasseter* actúan como un sistema morfológico y funcional integrado (Zusi 1993). Por el contrario, el análisis del mapeo de caracteres realizado por Tokita et al. (2007) muestra que son unidades independientes o desacopladas y demuestra que su ocurrencia repetida puede ser producto de la modularidad y/o heterocronía en el desarrollo.

La reconstrucción del estado ancestral realizada en la presente tesis, que adiciona el estado de caracteres para *Myiopsitta monachus* y que incluye en el análisis filogenético a otras especies Neotropicales estudiadas por Porto (2004), revela la evolución independiente del *arcus suborbitalis* y su ausencia como la condición ancestral. La adquisición del *arcus suborbitalis* ocurre luego de la eclosión, probablemente mediante osificación del *ligamentum suborbitale* (Tokita 2004), pero no es posible dilucidar si este rasgo es adaptativo.

La reconstrucción de la historia evolutiva de la presencia de *m. pseudomasseter* ha revelado un origen único y que su ausencia (condición derivada) surge múltiples veces. Las ventajas potenciales de cualquiera de los dos estados son difíciles de discernir, pero es adecuado inferir que la presencia de este músculo puede tener ventajas funcionales.

V.6 Conclusiones

(1) La embriología comparada representa la base empírica para comprender cómo los procesos de desarrollo han evolucionado y es el motor impulsor de los avances en el campo contemporáneo de la Evo-Devo. En los comienzos de las investigaciones del desarrollo de Aves se utilizó como modelo la estandarización del desarrollo de *Gallus gallus domesticus* de Hamburger & Hamilton (1951) y en la actualidad continúa siendo una herramienta de utilidad. Los estadios se definen fundamentalmente por caracteres morfológicos externos y la mayoría de ellos pudieron ser reconocidos en el desarrollo de *Myiopsitta monachus*. Se postula que las variaciones presentes en la trayectoria de desarrollo de *Myiopsitta monachus*, relacionadas con la aparición de los primordios de las plumas, el grado de desarrollo diferencial de los miembros y las longitudes del pico y del dígito III de miembros posteriores, son consecuencia de una combinación de heterocronías (i.e. post-desplazamiento, aceleración y desaceleración). En *Myiopsitta monachus*, la curvatura ventral de la maxila y la retroversión del dígito IV, característicos de los Psittaciformes, se observan previo a la eclosión. El estudio presentado en esta tesis es el primero dedicado al desarrollo embrionario de un psitácido Neotropical y es uno de los pocos dedicados a los Psittaciformes en general. Se incrementa así el conocimiento sobre el desarrollo de Aves, que es escaso aún tratándose de los vertebrados continentales más diversos. Los resultados presentados permiten la identificación de estadios del desarrollo en las diferentes especies de Psittaciformes, reconocer similitudes y diferencias entre especies precociales y altriciales, y proporciona datos de planificación para futuros estudios, aspectos fundamentales para responder preguntas de índole micro y macroevolutivas en Aves.

(2) Las secuencia de osificación de *Myiopsitta monachus* es la primera y única completa para un miembro del clado Psittaciformes y este estudio representa el primero que analiza las heterocronías de secuencias mediante un método filogenético incluyendo especies altriciales. La secuencia de osificación de *Myiopsitta monachus* muestra un patrón general similar al descrito para otras Aves. En *Myiopsitta monachus* los miembros posteriores finalizan su osificación antes que los miembros anteriores, condición que podría vincularse con la altricialidad. Además, *Myiopsitta monachus* presenta el 23,25% de los elementos no

osificados al momento de la eclosión, de manera similar a otras aves altriciales que presentan un menor grado de osificación y esqueletos retardados respecto de las aves precociales (Starck 1993, Blom & Lilja 2004). Los resultados del método de eventos apareados obtenidos con el 78,58% de los estados de carácter de distribución homogénea en *Myiopsitta monachus*, reafirman que la secuencia de osificación de las aves es en gran parte conservada (Maxwell & Larsson 2009, Maxwell et al. 2010, Mitgutsch et al. 2011). Los resultados del método “cracking” de eventos apareados muestran un elevado número de heterocronías de secuencias a lo largo de la filogenia, pero no fue posible establecer una asociación inequívoca con los aspectos funcionales o de tamaño y/o entre las aves precociales y altriciales analizadas. En las especies de Psittaciformes estudiadas ocurre el adelantamiento en la secuencia del *os ectethmoidale* y del *os mesethmoidale*, huesos que conforman el sitio de origen del *m. ethmomandibularis*, y su adelantamiento podría corresponderse con la hipótesis que propone que aquellos elementos con importancia funcional osificarán antes en la secuencia (Mabee et al. 2000, Maxwell 2008c). También ocurren los adelantamientos en la secuencia de algunos huesos del aparato hioideo, que pudieran relacionarse con el desarrollo de la lengua y su rol en la manipulación de los alimentos de los Psittaciformes, y corresponderse con la hipótesis de importancia funcional y con la hipótesis del tamaño que sugiere que el tiempo de inicio de formación de un órgano en el embrión está relacionado con su tamaño en el adulto (Maxwell 2008c, Sánchez-Villagra et al. 2008).

(3) La complejidad de la musculatura del complejo cráneo-mandibular de los Psittaciformes es notable en comparación con otros grupos de Aves. Varias características permiten a los Psittaciformes ejercer elevadas fuerzas de mordida durante la alimentación y locomoción, incluyendo dos componentes novedosos en el sistema aductor mandibular, ambos presentes en *Myiopsitta monachus*: el *m. ethmomandibularis* y el *m. pseudomasseter*. Adicionalmente, una nueva configuración osteológica (*arcus suborbitalis*), ausente en *Myiopsitta monachus*, cierra la órbita ventralmente extendiendo la superficie de unión muscular del *m. pseudomasseter* en varios Psittaciformes. La fuerza de mordida estimada para *Myiopsitta monachus* es de 16,74 N y la estimación de la fuerza de mordida relativa a la masa corporal es notablemente mayor que la de la mayoría de las Aves. La presencia y/o el grado de desarrollo de las novedades morfológicas son variables entre las distintas especies de

Psittaciformes (Burton 1974; Tokita 2003, 2004; Bhattacharyya 2013) y su ocurrencia repetida puede ser producto de la modularidad y/o heterocronía en el desarrollo (Tokita et al. 2007). Se propone el surgimiento de los músculos *m. ethmomandibularis* y *m. pseudomasseter* como producto de un proceso de heterotipia y las variaciones en el grado de desarrollo del *m. pseudomasseter* como producto de un proceso heterocrónico de post-desplazamiento para *Myiopsitta monachus*, que presenta una condición poco desarrollada del *m. pseudomasseter*, respecto de taxones basales de Psittaciformes que presentan contrariamente una condición desarrollada del *m. pseudomasseter*.

(4) La reconstrucción del estado ancestral de las novedades morfológicas y las hipótesis filogenéticas indican que la ausencia del *arcus suborbitalis* y la presencia del *m. pseudomasseter* son las condiciones ancestrales. Sin embargo, la presencia o ausencia de estos caracteres no son útiles como criterio de diferenciación dentro de los Psittaciformes. Los caracteres analizados tienen una distribución heterogénea dentro del clado Psittaciformes y sugieren que podrían haber evolucionado repetidas veces (Tokita et al. 2007, Carril et al. 2014b). De hecho, la adquisición de estos nuevos caracteres podría haber facilitado la diversificación de la morfología craneana de los Psittaciformes (Tokita et al. 2007).

V.6.1 Objetivos logrados

(1) Se describieron la mayoría de los estadios de desarrollo embrionario de *Myiopsitta monachus* en base a los caracteres morfológicos externos, se establecieron sus trayectorias de crecimiento en base a mediciones exomorfológicas y el ritmo de desarrollo de los miembros, y se evidenciaron eventos de reprogramación heterocrónicos (post-desplazamiento, aceleración y desaceleración) al comparar los resultados obtenidos con los disponibles para otros Psittaciformes y otras Aves precociales y altriciales.

(2) Se establecieron la secuencia de osificación y ritmos de desarrollo de los miembros en ejemplares diafanizados (embriones y pichones) de *Myiopsitta monachus*.

(3) Se analizó en profundidad la musculatura del complejo cráneo-mandibular de *Myiopsitta monachus* y se establecieron relaciones con las capacidades tróficas mediante un enfoque múltiple que incluyó descripciones musculares, el cálculo del área de sección fisiológica transversal muscular, un análisis biomecánico y la estimación de la fuerza de

mordida.

(4) Se lograron determinar los momentos en que ocurre la diferenciación de todos los músculos mandibulares a partir de un precursor muscular único, particularmente el *m. ethmomandibularis* se observó por primera vez en el estadio 31, mientras que el *m. pseudomasseter* en un pichón de dos días post-eclosión durante el desarrollo de *Myiopsitta monachus*.

(5) Se reconocieron eventos de reprogramación comparando los estadios de desarrollo embrionario (heterocronías de crecimiento), las secuencias de osificación (heterocronías de secuencias) y la diferenciación de la musculatura mandibular (heterotipia y heterocronía de post-desplazamiento) obtenidas para *Myiopsitta monachus* con las de embriones de otros Psittaciformes y otras Aves.

(6) Se reconstruyó la evolución de las novedades morfológicas del complejo cráneo-mandibular identificadas en *Myiopsitta monachus* y conocidas en otros miembros del linaje de los Psittaciformes en el marco de filogenias preestablecidas, donde la ausencia del *arcus suborbitalis* y la presencia del *m. pseudomasseter* son las condiciones ancestrales.

V.6.2 Contraste de hipótesis

H1. En *Myiopsitta monachus* el *processus orbitalis* del *os lacrimale* se osifica en estadios avanzados de la secuencia de osificación y previo a la eclosión.

Se acepta la hipótesis. El centro de osificación del *os lacrimale* se observa en el *processus orbitalis* ya elongado y bordeando ventralmente la mitad de la órbita en el estadio 36 del desarrollo embrionario (de un total de 41 estadios) para *Myiopsitta monachus*.

H2. En *Myiopsitta monachus* la osificación del *processus orbitalis* del *os lacrimale* ocurre posteriormente al desarrollo del *m. pseudomasseter*.

La hipótesis se rechaza. El estudio realizado obtuvo como resultado en el establecimiento de la secuencia de osificación de *Myiopsitta monachus* que el *processus orbitalis* comienza a osificarse en el estadio 36 del desarrollo embrionario, mientras que mediante las técnicas histológicas el *m. pseudomasseter* se observa por primera vez en pichones de dos días de edad.

H3. En *Myiopsitta monachus* los elementos del miembro anterior se osifican posteriormente a los del miembro posterior.

Se acepta la hipótesis. Si bien los huesos largos de ambos miembros se osifican a igual tiempo y son los primeros elementos en aparecer, los elementos distales osifican en distinto orden, finalizando primero aquellos del miembro posterior. Los últimos elementos que se osifican del miembro posterior son las *phalanx II* y *phalanx III* del dígito IV en el orden 35 entre los 0-5 días luego de la eclosión, mientras que los últimos elementos en osificarse del miembro posterior son el *os carpi radiale* y el *os carpi ulnare* en el orden 38 a los 21 días luego de la eclosión.

H4. *Las novedades evolutivas miológicas del complejo cráneo-mandibular de Psittaciformes (mm. ethmomandibularis y pseudomasseter) contribuyen a incrementar la fuerza de mordida en comparación con otras Aves.*

Se acepta la hipótesis. Las descripciones realizadas permitieron comprobar la presencia de los mm. *ethmomandibularis* y *pseudomasseter* en *Myiopsitta monachus*. El valor de fuerza de mordida calculado demuestra que *Myiopsitta monachus* es capaz de ejercer elevadas fuerzas de mordida en relación a su masa corporal respecto de la información disponible para otras Aves y que ambos músculos contribuyen a tal valor (16,74 N).

H5. *La presencia de un m. pseudomasseter poco desarrollado en Myiopsitta monachus se debe a una diferenciación muscular tardía en el desarrollo respecto de Psittaciformes con el m. pseudomasseter desarrollado, evidenciándose un proceso heterocrónico.*

La hipótesis se acepta. En *Myiopsitta monachus* el m. *pseudomasseter*, que presenta una condición poco desarrollada, se detecta luego de la eclosión de manera similar a lo observado para otros Psittaciformes con similar condición (i.e. *Agapornis roseicollis*) y contraria a lo descrito para Psittaciformes con m. *pseudomasseter* desarrollado (i.e. *Nymphicus hollandicus*), en los cuales se observa la aparición del músculo durante el desarrollo embrionario (estadio 36). Se reconocen así un proceso heterocrónico de post-desplazamiento del m. *pseudomasseter* en *Myiopsitta monachus* y *Agapornis roseicollis* respecto del basal *Nymphicus hollandicus*.

H6. *Mientras que el m. ethmomandibularis se encuentra presente en todos los miembros del clado Psittaciformes, el arcus suborbitalis y el m. pseudomasseter tienen una distribución heterogénea.*

Se acepta la hipótesis. El mapeo de caracteres y la reconstrucción del estado ancestral

reflejaron esta afirmación y permitieron determinar además que la ausencia del *arcus suborbitalis* y la presencia del *m. pseudomasseter* son los caracteres ancestrales del clado Psittaciformes.

V.6.3 Perspectivas

En el desarrollo de la presente tesis y a partir de los resultados obtenidos, surgen nuevas líneas de investigación que contribuirán al conocimiento de las temáticas exploradas:

- (1) Explorar posibles diferencias poblacionales y sexuales en *Myiopsitta monachus*.
- (2) Ampliar el número de especies de Psittaciformes para analizar las capacidades del complejo cráneo-mandibular y rastrear la aparición de novedades morfológicas dentro del clado.
- (3) Profundizar las comparaciones entre especies altriciales y precociales en búsqueda de adaptaciones relacionadas a la altricialidad.
- (4) Estudiar las osificaciones apofisiarias (osificaciones independientes sobre la superficie de un cartílago o hueso que marca la inserción de músculo o tejido conectivo que posteriormente se fusionan) asociadas a los músculos novedosos en Psittaciformes.
- (5) Combinar análisis de secuencias de osificación con estudios morfométricos y/o de modularidad.
- (6) Estudiar el crecimiento de los huesos y de la musculatura mandibular y su relación con la masa corporal que permitan establecer la presencia de restricciones filogenéticas del desarrollo.
- (7) Analizar el estrés y la deformación que pudiera manifestarse en el complejo cráneo-mandibular en respuesta a la acción de fuerzas y evaluar su desempeño durante la manipulación de ítems tróficos.

V.6 Publicaciones

Los resultados obtenidos durante el desarrollo de esta tesis fueron incluidos parcialmente en:

(1) Carril J. & Tambussi C. P. (2015). “Development of the superaltricial monk parakeet (Aves, Psittaciformes): embryo staging, growth and heterochronies”. *The Anatomical Record* 298:1836-1847. DOI: 10.1002/ar.23256. Online ISSN: 1932-8494.

(2) Carril J., Degrange F. J. & Tambussi C. P. (2015). “Jaw myology and bite force of the monk parakeet (Aves, Psittaciformes)”. *Journal of Anatomy* 227:34-44. DOI: 10.1111/joa.12330. Online ISSN:1469-7580.

BIBLIOGRAFÍA

- Abdala V. (2015).** La morfología comparada: el despertar de la Bella Durmiente. Cuadernos de Herpetología 29:141-149.
- Abraham K. (1901).** Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Wellensittichs (*Melopsittacus undulatus*). Aus dem anatomischen Institut Der Universität Freiburg i. Br. 17:590-669.
- Acosta Hospitaleche C. I. & Tambussi C. P. (2006).** *Cyanoliseus patagonopsis* nov. sp. (Aves, Psittaciformes) del Pleistoceno de Punta Hermengo, provincia de Buenos Aires. AMEGHINIANA 43:249-253.
- Ainsworth S. J., Stanley R. L. & Evans D. J. R. (2010).** Developmental stages of the Japanese quail. Journal of Anatomy 216:3-15.
- Alberch P., Gould S. J., Oster G. F. & Wake D. B. (1979).** Size and shape in ontogeny and phylogeny. Paleobiology 5:296-317.
- Aramburú R. M. (1995).** Ciclo anual de muda, peso corporal y gónadas en la cotorra común (*Myiopsitta monachus monachus*). Ornitologia Neotropical 6:81-85.
- Aramburú R. M. (1996).** Nidadas supernormales en cotorra común *Myiopsitta monachus monachus* (Aves: Psittacidae). Ornitologia Neotropical 7:155-156.
- Aramburú R. M. (1997).** Descripción y desarrollo del pichón de cotorra *Myiopsitta monachus monachus* (Aves: Psitácidae) en una población silvestre de Argentina. Revista Chilena de Historia Natural 70:53-58.
- Aramburú R. M. (1997b).** Ecología alimentaria de la cotorra (*Myiopsitta monachus monachus*) en la provincia de Buenos Aires, Argentina (Aves: Psittacidae). PHYSIS Secc. C 53:29-32.
- Aramburú R. M. & Bucher E. H. (1999).** Preferencias alimentarias de la cotorra *Myiopsitta monachus* (Aves: Psittacidae) en cautividad. Ecología Austral 9:11-14.
- Aramburú R. M. & Corbalán V. (2000).** Dieta de pichones de cotorra *Myiopsitta monachus*

- monachus* (Aves: Psittacidae) en una población silvestre. *Ornitologia Neotropical* 11:241-245.
- Arthur W. (2000).** The concept of developmental reprogramming and the quest for an inclusive theory of evolutionary mechanisms. *Evolution & Development* 2:49-57.
- Arthur W. (2004).** Biased embryos and evolution. Cambridge University Press, New York. 233p.
- Ashley-Ross M. A. & Gillis G. B. (2002).** A brief history of vertebrate functional morphology. *Integrative & Comparative Biology* 42:183-189.
- Atalgin S. H. & Kürtül I. (2009).** A morphological study of skeletal development in turkeys during the pre-hatching stage. *Anatomia Histologia Embryologia* 38:23-30.
- Baer K. E. von (1828).** Über Entwicklungsgeschichte der Thiere. Beobachtung und Reflexion, Parte 1. Gebrüder Bornträger, Königsberg.
- Balanoff A. M. & Rowe T. (2007).** Osteological description of an embryonic skeleton of the extinct elephant bird, *Aepyornis* (Palaeognathae: Ratitae). *Journal of Vertebrate Paleontology* 27:37-41.
- Baumel J. J. & Witmer L. M. (1993).** Osteologia. En: Handbook of avian anatomy: Nomina Anatomica Avium, No. 23 (eds. Baumel J., King A., Breazile J., Evans H. & Vanden Berge J.). Publications of the Nuttall Ornithological Club, Massachusetts, pp:45-132.
- Bellairs R. & Osmond M. (2005).** The atlas of chick development, 2nd ed. Elsevier Academic Press, Oxford. 470p.
- Berman S. L. & Raikow R. J. (1982).** The hindlimb musculature of the mousebirds (Coliiformes). *The Auk* 99:41-57.
- Bhattacharyya B. N. (2013).** Avian jaw function: adaptation of the seven-muscle system and a review. *Proceedings of the Zoological Society* 66:75-85.
- Bininda-Emonds O. R. P., Jeffery J. E., Coates M. I. & Richardson M. K. (2002).** From Haeckel to event-pairing: the evolution of developmental sequences. *Theory in Biosciences* 121:297-320.
- Bininda-Emonds O. R. P., Jeffrey J. E. & Richardson M. K. (2003).** Is sequence heterochrony an important evolutionary mechanism in mammals?. *Journal of Mammalian Evolution* 10:335-361.
- Bird D. M., Gautier J. & Montpetit V. (1984).** Embryonic growth of american kestrels. *The Auk* 101:392-396.

- Blom J. & Lilja C. (2004).** A comparative study of growth, skeletal development and eggshell composition in some species of birds. *Journal of Zoology* 262:361-369.
- Blom J. & Lilja C. (2005).** A comparative study of embryonic development of some bird species with different patterns of postnatal growth. *Zoology* 108:81-95.
- Bock W. J. (1964).** Kinetics of the avian skull. *Journal of Morphology* 114:1-42.
- Bock W. J. (1974).** The avian skeletomuscular system. En: *Avian Biology*, Vol. 4 (eds. Farner D. S. & King J. R.) Academic Press, New York, pp:119-257.
- Bock W. J. (1994).** Concepts and methods in ecomorphology. *Journal of Biosciences* 19:403-413.
- Bock W. J. & Shear C. R. (1972).** A staining method for gross dissection of vertebrate muscles. *Anatomischer Anzeiger* 130:222-227.
- Bock W. J. & von Wahlert G. (1965).** Adaptation and the form-function complex. *Evolution* 19:269-299.
- Botelho J. F., Smith-Paredes D., Nuñez-Leon D., Soto-Acuña S. & Vargas A. O. (2014).** The developmental origin of zygodactyl feet and its possible loss in the evolution of Passeriformes. *Proceedings of the Royal Society B* 281:20140765.
- Bout R. G. & Zweers G. A. (2001)** The role of cranial kinesis in birds. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology* 131:197-205.
- Braun M. (1879).** Die Entwicklung des Wellenpapagei's (*Melopsittacus undulatus*). *Arbeiten des Zool.-Zootom* (ed. Staudinger J.). Würzburg, Bd. 5, S. 183p.
- Browne T. J. (2006).** Staging kaki (*Himantopus novaehollandiae*) embryos using embryonic morphological features. University of Otago, New Zealand. 16p.
- Bucher E. H. & Aramburú R. M. (2014).** Land-use changes and monk parakeet expansion in the Pampas grasslands of Argentina. *Journal of Biogeography* 41:1160-1170.
- Burton P. J. K. (1974).** Jaw and tongue features in Psittaciformes and other orders with special reference to the anatomy of the Tooth-billed pigeon (*Didunculus sfigirostris*). *Journal of Zoology* 174:255-276.
- Carril J. (2010).** Análisis de la fuerza de mordida y diseño del cráneo en Aves. Tesis de Licenciatura, Universidad CAECE, Buenos Aires. 77p.
- Carril J., Mosto M. C., Picasso M. B. J. & Tambussi C. P. (2014a).** Hindlimb myology of the monk parakeet (Aves, Psittaciformes). *Journal of Morphology* 275:732-744.

- Carril J., Degrange F. J. & Tambussi C. P. (2014b).** Jaw muscle reconstruction of the Late Pliocene Psittaciform *Nandayus vorohuensis* from Argentina. AMEGHINIANA 51:361-365.
- Carril J., Tambussi C. P., Degrange F. J., Benitez Saldivar M. J. & Picasso M. B. J. (2015).** Comparative brain morphology of Neotropical parrots (Aves, Psittaciformes) inferred from virtual 3D endocasts. Journal of Anatomy, DOI: 10.1111/joa.12325.
- Collar N. J. (1997)** Family Psittacidae (Parrots). En: Handbook of the Birds of the World, Vol. 4: Sandgrouse to cuckoos (eds. del Hoyo J., Elliott A., Sargatal J.). Lynx Editions, Barcelona, pp:280-477.
- Darwin C. (1859).** On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life (ed. Murray J.). London. 502p.
- Davey M. G. & Tickle C. (2007).** The chicken as a model for embryonic development. Cytogenetic and Genome Research 117:231-239.
- Degrange F. J., Tambussi C. P., Moreno K., Witmer L. M. & Wroe S. (2010)** Mechanical analysis of feeding behavior in the extinct “Terror Bird” *Andalgalornis steulleti* (Gruiformes: Phorusrhacidae). PLOS ONE 5:e11856.
- Dingerkus G. & Uhler D. (1977).** Enzyme clearing of alcian blue stained whole small vertebrates for demonstration of cartilage. Stain Technology 52:229-232.
- Dubale M. S. & Rawal U. M. (1965).** A morphological study of the cranial muscles associated with the feeding habit of *Psittacula krameri* (Scopoli). Pavo 3:1-13.
- Dunning J. B. (2008).** Handbook of avian body masses, 2ed. (ed. Dunning J. B.). CRC Press, Taylor & Francis Group, Boca Ratón. 655p.
- Dupuy V., Nersessian B. & Bakst M. R. (2002).** Physiology and reproduction: embryonic development from first cleavage through seventy-two hours incubation in two strains of pekin duck (*Anas platyrhynchos*). Poultry Science 81:860-868.
- Dyke G. J. & Mayr G. (1999).** Did parrots exist in the Cretaceous period?. Nature 399:317-318.
- Eberhard J. R. (1998).** Breeding biology of the monk parakeet. The Wilson Bulletin 110:463-473.
- Edgeworth F. H. (1907).** The development of the head-muscles in *Gallus domesticus*, and the morphology of the head-muscles in the Sauropsida. Quarterly Journal of Microscopical Science 52:511-556.

- Fabrezi M. (2012).** Heterocronía y variación morfológica en anuros. Cuadernos de Herpetología 26:29-47.
- Fabrezi M., Quinzio S. I., Cruz J. C., Goldberg J. & Pereyra M. C. (2014).** ¿Qué es lo nuevo en la evolución morfológica?. Cuadernos de Herpetología 28(2):119-136.
- Fant R. J. (1957).** Criteria for aging pheasant embryos. The Journal of Wildlife Management 21:324-328.
- Feduccia A. & Nowicki J. (2002).** The hand of birds revealed by early ostrich embryos. Die Naturwissenschaften 89:391-393.
- Forshaw J. M. (1989).** Parrots of the world. 3rd ed. Landsdowne Editions, Melbourne. 672p.
- Forshaw J. M. (2010).** Parrots of the world. Princeton University Press, Princeton. 328p.
- Genbrugge A., Heyde A-S., Adriaens D., Boone M., Van Hoorebeke L., et al. (2011).** Ontogeny of the cranial skeleton in a Darwin's finch (*Geospiza fortis*). Journal of Anatomy 219:115-131.
- Gilbert S. F. (2003).** The morphogenesis of evolutionary developmental biology. The International Journal of Developmental Biology 47:467-477.
- Ginnobili S. & Blanco D. (2007).** Gould y Lewontin contra el programa adaptacionista: elucidación de críticas. Scientiae Studia 5:35-48.
- Gould S. J. (1977).** Ontogenia y filogenia. La ley fundamental biogenética. Editorial Crítica, Barcelona. 544p.
- Gould S. J. & Lewontin R. C. (1979).** The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: a critique of the adaptionist programme. Proceedings of the Royal Society B 205:581-598.
- Gregory K. W. (1951).** Evolution Emerging. pp 736, New York: Macmillan Company.
- Grosser O. & Tandler J. (1909).** Normentafel zur Entwicklungsgeschichte des Kiebitzes (*Vanellus cristatus* Meyer). Gustav Fischer Verlag, Jena. 58p.
- Gussekloo S. W. S. & Bout R. G. (2005a).** The kinematics of feeding and drinking in palaeognathous birds in relation to cranial morphology. The Journal of Experimental Biology 208:3395-3407.
- Gussekloo S. W. S. & Bout R. G. (2005b).** Cranial kinesis in paleognathous birds. The Journal of Experimental Biology 208:3409-3419.
- Hackett S. J., Kimball R. T., Reddy S., Bowie R. C. K., Braun E. L., et al. (2008).** A

phylogenomic study of birds reveals their evolutionary history. *Science* 320:1763-1767.

Hall B. K. (2003). Evo-Devo: evolutionary developmental mechanisms. *The International Journal of Developmental Biology* 47:491-495.

Hamburger V. & Hamilton H. L. (1951). A series of normal stages in the development of the chick embryo. *Journal of Morphology* 88:49-92.

Hammer Ø., Harper D. A. T. & Ryan P. D. (2001). PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica* 4:9p.

Harrison L. B. & Larsson H. C. E. (2008). Estimating evolution of temporal sequence changes: a practical approach to inferring ancestral developmental sequences and sequence heterochrony. *Systematic Biology* 57:378-387.

Hendrickx A. G. & Hanzlik R. (1965). Developmental stages of the Bob-white quail embryo (*Colinus virginianus*). *Biological Bulletin* 129:523-531.

Herbert C. (1967). A timed series of embryonic developmental stages of the Adelie penguin (*Pygoscelis adeliae*) from Signy island, South Orkney Islands. *British Antarctic Survey Bulletin* 14:45-67.

Herrel A., Podos J., Huber S. K. & Hendry A. P. (2005a). Bite performance and morphology in a population of Darwin's finches: implications for the evolution of beak shape. *Functional Ecology* 19:43-48.

Herrel A., Podos J., Huber S. K. & Hendry A. P. (2005b). Evolution of bite force in Darwin's finches: a key role for head width. *Journal of Evolutionary Biology* 18:669-675.

Hildebrand M. & Goslow G. (2001). *Analysis of Vertebrate Structure*, 5th ed. Wiley, New York. 635p.

His W. (1880). *Anatomie menschlicher Embryonen*, Vol. 1: Embryonen des ersten Monats. Vogel, Leipzig.

Hobson E. A., Avery M. L. & Wright T. F. (2014). The socioecology of monk parakeets: insights into parrot social complexity. *The Auk* 131:756-775.

Hofer H. (1950). Zur Morphologie der Kiefernuskulatur der Vögel. *Zoologische Jahrbücher, Abteilung für Anatomie und Ontogenie der Tiere* 70:427-556.

Hofer H. (1953). Die Kiefernuskulatur der Papageien des Evolutions problem. *Biologisches Zentralblatt* 72:225-233.

Holliday C. M. (2009). New insights into dinosaur jaw muscle anatomy. *The Anatomical*

Record 292:1246-1265.

Holliday C. M. & Witmer L. M. (2007). Archosaur adductor chamber evolution: integration of musculoskeletal and topological criteria in jaw muscle homology. *Journal of Morphology* 268:457-484.

Homberger D. G. (1991). The evolutionary history of parrots and cockatoos: A model for evolution in the Australasian avifauna. En: *Acta XX International Ornithology Congress*, Wellington. pp:398-403.

Hopwood N. (2007). A history of normal plates, tables and stages in vertebrate embryology. *The International Journal of Developmental Biology* 51:1-26.

Huber D. R. & Motta P. J. (2004). Comparative analysis of methods for determining bite force in the Spiny Dogfish *Squalus acanthias*. *Journal of Experimental Zoology* 301A:26-37.

Huxley J. S. (1932). Problems of relative growth. The Dial Press, New York. 276p.

Iwaniuk A. N. & Hurd P. L. (2005). The evolution of cerebrotypes in birds. *Brain, Behavior and Evolution* 65:215-230.

Iwaniuk A. N., Dean K. M. & Nelson J. E. (2005). Interspecific allometry of the brain and brain regions in parrots (Psittaciformes): comparisons with other birds and primates. *Brain, Behavior and Evolution* 65:40-59.

Jarvis E. D., Mirarab S., Aberer A. J., Li B., Houde P., et al. (2014). Whole-genome analyses resolve early branches in the tree of life of modern birds. *Science* 346:1320-1331.

Jeffery J. E., Richardson M. K., Coates M. I. & Bininda-Emonds O. R. P. (2002). Analyzing developmental sequences within a phylogenetic framework. *Systematic Biology* 51:478-491.

Jeffery J. E., Bininda-Emonds O. R. P., Coates M. I. & Richardson M. K. (2005). A new technique for identifying sequence heterochrony. *Systematic Biology* 54:230-240.

Joseph L. E. O., Toon A., Schirtzinger E. E., Wright T. F. & Schodde R. (2012). A revised nomenclature and classification for family-group taxa of parrots (Psittaciformes). *Zootaxa* 3205:26-40.

Kaltofen R. S. (1971). Embryonic development in the eggs of the Pekin duck. Centre for Agricultural Publishing and Documentation, The Netherlands. 72p.

Keibel F. (1901). Über die Entwicklung von *Melopsittacus undulatus*.

Keibel F. & Abraham K. (1900). Normentafel zur Entwicklungsgeschichte des Huhnes

(*Gallus domesticus*). Fischer, Jena.

Koecke H. U. (1958). Normalstadien der Embryonalentwicklung bei der Hausente (*Anas boschas domestica*). Embryologia 4:55-78.

Koutsos E. A., Matson K. D. & Klasing K. C. (2001). Nutrition of birds in the order Psittaciformes: a review. Journal of Avian Medicine and Surgery 15:257-275.

Köppl C., Futterer E., Nieder B., Sistermann R. & Wagner H. (2005). Embryonic and posthatching development of the barn owl (*Tyto alba*): reference data for age determination. Developmental Dynamics 233:1248-1260.

Lakjer T. (1926). Studien über die trigeminus-versorgte kaumuskulatur der sauropsiden. Wesenberg-Lund C., Kopenhagen. 70p.

Le Douarin N. M. & Dieterlen-Lièvre F. (2013). How studies on the avian embryo have opened new avenues in the understanding of development: a view about the neural and hematopoietic systems. Development, Growth & Differentiation 55:1–14.

Lubosch W. (1933) Untersuchungen über die Visceralmuskulatur der Sauropsiden. Gengenbaurs Morph Jb 72:584-666.

Mabee P. M. & Trendler T. A. (1996). Development of the cranium and paired fins in *Betta splendens* (Teleostei: Percomorpha): intraspecific variation and interspecific comparisons. Journal of Morphology 227:249-287.

Mabee P. M., Olmstead K. L. & Cubbage C. C. (2000). An experimental study of intraspecific variation, developmental timing, and heterochrony in fishes. Evolution 54:2091-2106.

Maddison W. P. & Maddison D. R. (2015). Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 3.02 <http://mesquiteproject.org>

Maisano J. A. (2002a). Postnatal skeletal ontogeny in five Xantusiids (Squamata: Scleroglossa). Journal of Morphology 254:1-38.

Maisano J. A. (2002b). The potential utility of postnatal skeletal developmental patterns in squamate phylogenetics. Zoological Journal of the Linnean Society 136:277-313.

Martella M. B. & Bucher E. H. (1990). Vocalizations of the monk parakeet. Bird Behavior 8:101-110.

Martínez J. J., de Aranzamendi M. C., Masello J. F. & Bucher E. H. (2013). Genetic evidence of extra-pair paternity and intraspecific brood parasitism in the monk parakeet.

Frontiers in Zoology 10:68.

Maxwell E. E. (2008a). Comparative embryonic development of the skeleton of the domestic turkey (*Meleagris gallopavo*) and other galliform birds. *Zoology* 111:242-257.

Maxwell E. E. (2008b). Ossification sequence of the avian order Anseriformes, with comparison to other precocial birds. *Journal of Morphology* 269:1095-1113.

Maxwell E. E. (2008c). Evolution of avian ossification sequences. PhD Thesis, McGill University, Montreal. 282p.

Maxwell E. E. (2009). Comparative ossification and development of the skull in palaeognathous birds (Aves: Palaeognathae). *Zoological Journal of the Linnean Society* 156:184-200.

Maxwell E. E. & Harrison L. B. (2008). Ossification sequence of the common tern (*Sterna hirundo*) and its implications for the interrelationships of the Lari (Aves, Charadriiformes). *Journal of Morphology* 269:1056-1072.

Maxwell E. E. & Harrison L. B. (2009). Methods for the analysis of developmental sequence data. *Evolution & Development* 11:109-19.

Maxwell E. E. & Larsson H. C. E. (2009). Comparative ossification sequence and skeletal development of the postcranium of palaeognathous birds (Aves: Palaeognathae). *Zoological Journal of the Linnean Society* 157:169-196.

Maxwell E. E., Harrison L. B. & Larsson H. C. E. (2010). Assessing the phylogenetic utility of sequence heterochrony: evolution of avian ossification sequences as a case study. *Zoology* 113:57-66.

Mayr G. (2014). The origins of crown group birds molecules and fossils. *Palaeontology* 57:231-242.

Mayr G. & Clarke J. (2003). The deep divergences of neornithine birds: a phylogenetic analysis of morphological characters. *Cladistics* 19:527-553.

McClearn D. & Noden D. M. (1988). Ontogeny of architectural complexity in embryonic quail visceral arch muscles. *The American Journal of Anatomy* 183:277-293.

McKittrick M. C. (1991). Phylogenetic analysis of avian hindlimb musculature. *Miscellaneous Publications* 179, Museum of Zoology, University of Michigan. 85p.

Mebes H. D. (1984). Beobachtungen zur embryogenese des rosenpapageis, *Agapornis roseicollis* (Viellot) (Aves, Psittaciformes): Schnabelentwicklung und zehenstellung.

Zoologische Garten, Jena 54:121-127.

Mitgutsch C., Wimmer C., Sánchez-Villagra M. R., Hahnloser R. & Schneider R. A. (2011). Timing of ossification in duck, quail, and zebra finch: intraespecific variation, heterochronies, and life story evolution. *Zoological Science* 28:491-500.

Moller W. (1950). Biologisch-anatomische studien am Schädel von *Ara macao*. *Morphologisches Jahrbuch* 70:305-342.

Moreno E. (1990). Form and function of the *fibularis brevis* muscle in some passerine birds. *Annales Zoologici Fennici* 27:3-9.

Mun A. M. & Kosin I. L. (1960). Developmental stages of the broad breasted bronze turkey embryo. *Biological Bulletin* 119:90-97.

Müller G. B. (2007). Evo–devo: extending the evolutionary synthesis. *Nature Reviews* 8:943-949.

Müller G. B. & Wagner G. P. (1991). Novelty in Evolution: restructuring the concept. *Annual Review of Ecology and Systematics* 22:229-256.

Nagai H., Mak S-S., Weng W., Nakaya Y., Ladher R., et al. (2011). Embryonic development of the emu, *Dromaius novaehollandiae*. *Developmental Dynamics* 240:162-175.

Nakane Y. & Tsudzuki M. (1999). Development of the skeleton in japanese quail embryos. *Development, Growth & Differentiation* 41:523-534.

Narosky T. E. & Yzurieta D. (2003). Guía para la identificación de las aves de Argentina y Uruguay, Edición de oro. Vázquez Mazzini Editores, Buenos Aires. 346p.

Navarro J. L., Martella M. B. & Bucher E. H. (1992). Breeding season and productivity of monk parakeets in Córdoba, Argentina. *The Wilson Bulletin* 104:413-424.

Noden D. M. & Francis-West P. (2006). The differentiation and morphogenesis of craniofacial muscles. *Developmental Dynamics* 235:1194-1218.

Noden D. M., Marcucio R., Borycki A-G. & Emerson C. P. (1999). Differentiation of avian craniofacial muscles: I. Patterns of early regulatory gene expression and myosin heavy chain synthesis. *Developmental Dynamics* 216:96-112.

Ohms V. R., Beckers G. J. L., ten Cate C. & Suthers R. A. (2012). Vocal tract articulation revisited: the case of the monk parakeet. *The Journal of Experimental Biology* 215:85-92.

Olea G. B. & Sandoval M. T. (2012). Embryonic development of *Columba livia* (Aves: Columbiformes) from an altricial-precocial perspective. *Revista Colombiana de Ciencias*

Pecuarias 25:3-13.

Oppel A. (1891). Vergleichung des Entwicklungsgrades der Organe zu verschiedenen Entwicklungszeiten bei Wirbeltieren. Fischer, Jena.

Pennycuik C. J. (1996). Stress and strain in the flight muscles as constraints on the evolution of flying animals. *Journal of Biomechanics* 29:577-581.

Pezzoni M., Arambarri A. M. & Aramburú R. M. (2009). Dieta de pichones de cotorra *Myiopsitta monachus* (Aves: Psittacidae) en la provincia de Buenos Aires. *FACENA* 25:39-43.

Phillips R. E. & Williams C. S. (1964). External morphology of the turkey during the incubation period. *Poultry Science* 23:270-277.

Porto M. (2004). Anatomia comparada do esqueleto da cabeça e da musculatura da mastigação de *Anodorhynchus* Spix, 1824, *Ara* Lacépède, 1799, *Diopsittaca* Ridgway, 1912, *Prophyrrura* Miranda-Ribeiro, 1920 e *Orthopsittaca* Ridgway, 1912 (Aves: Psittaciformes: Arinae). PhD Thesis, Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro. 88p.

Press A. (1974). A photographic index for aging mallard embryos. *The Journal of Wildlife Management* 38:298-301.

Price J. B. (1938). The embryology of the cormorant (*Phalacrocorax penicillatus*) during the period of somite formation. A comparison with the chick (*Gallus domesticus*) and the quail (*Lophortyx californica*). *The American Journal of Anatomy* 63:409-455.

Ramteke J., Charde P., Zade S. & Gabhane R. (2013). Comprehensive study of organogenesis during embryonic development of japanese quail, *Coturnix coturnix japonica*. *International Journal of Life Sciences* 1:193-197.

Reilly S. M., Wiley E. O. & Meinhardt D. J. (1997). An integrative approach to heterochrony: the distinction between interspecific and intraspecific phenomena. *Biological Journal of the Linnean Society* 60:119-143.

Rempel A. G. & Eastlick H. L. (1957). Developmental stages of normal white silkie fowl embryos. *Northwest Science* 31:1-13.

Rendón C. A. & Folguera G. (2014). Evo-devo como disciplina integradora: la temporalidad de los procesos biológicos como estrategia de análisis. *THEORIA* 81:395-415.

Rice S. H. (1997). The analysis of ontogenetic trajectories: when a change in size or shape is not heterochrony. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 94:907-912.

- Ricklefs R. E. & Starck J. M. (1998).** Embryonic growth and development. En: Avian growth and development (eds. Starck J.M. & Ricklefs R. E.). Oxford University Press, New York, pp:31-58.
- Rowley I. (1997).** Family Cacatuidae (Cockatoos). En: Handbook of the Birds of the World, Vol. 4: Sandgrouse to coockos (eds. del Hoyo J., Elliott A., Sargatal J.). Lynx Editions, Barcelona, pp:246-279.
- Sánchez-Villagra M. R., Goswami A., Weisbecker V., Mock O. & Kuratani S. (2008).** Conserved relative timing of cranial ossification patterns in early mammalian evolution. *Evolution & Development* 10:519-530.
- Sanz-Ezquerro J. J. & Tickle C. (2003).** Digital development and morphogenesis. *Journal of Anatomy* 202:51-58.
- Sibley C. G. & Ahlquist J. E. (1972).** A comparative study of the egg white proteins of non-passerine birds. *Peabody Museum of Natural History Bulletin* 39, 322p.
- Smith K. K. (1996).** Integration of craniofacial structures during development in mammals. *American Zoologist* 36:70-79.
- Smith K. K. (1997).** Comparative patterns of craniofacial development in eutherian and metatherian mammals. *Evolution* 51:1663-1678.
- Smith K. K. (2001).** Heterochrony revisited: the evolution of developmental sequences. *Biological Journal of the Linnean Society* 73:169-186.
- Smith K. K. (2003).** Time's arrow: heterochrony and the evolution of development. *The International Journal of Developmental Biology* 47:613-621.
- Soons J., Herrel A., Genbrugge A., Aerts P., Podos J., et al. (2010).** Mechanical stress, fracture risk and beak evolution in Darwin's ground finches (*Geospiza*). *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 365:1093-1098.
- Starck J. M. (1993).** Evolution of avian ontogenies. *Current Ornithology* 10:275-366.
- Starck J. M. & Ricklefs R. E. (1998).** Patterns of development: the altricial-precocial spectrum. En: Avian growth and development (eds. Starck J. M. & Ricklefs R. E.). Oxford University Press, New York, pp:3-30.
- Stidham T. A. (1998).** A lower jaw from a Cretaceous parrot. *Nature* 396:29-30.
- Suh A., Paus M., Kieffmann M., Churakov G., Franke F. A., et al. (2011).** Mesozoic retroposons reveal parrots as the closest living relatives of passerine birds. *Nature*

Communications 2:443.

Sustaita D. (2008). Musculoskeletal underpinnings to differences in killing behavior between North American accipiters (Falconiformes: Accipitridae) and falcons (Falconidae). *Journal of Morphology* 269:283-301.

Sustaita D. & Hertel F. (2010). *In vivo* bite and grip forces, morphology and prey-killing behavior of North American accipiters (Accipitridae) and falcons (Falconidae). *The Journal of Experimental Biology* 213:2617-2628.

Szalay F. S. (2000). Function and adaptation in paleontology and phylogenetics: why do we omit Darwin?. *Palaeontologia Electronica* 3:25 p.

Tambussi C. P. (2011). Palaeoenvironmental and faunal inferences based on the avian fossil record of Patagonia and Pampa: what works and what does not. *Biological Journal of the Linnean Society* 103:458-474.

Tavares E. S., Baker A. J., Pereira S. L. & Yumi Miyaki C. (2006). Phylogenetic relationships and historical biogeography of neotropical parrots (Psittaciformes: Psittacidae: Arini) inferred from mitochondrial and nuclear DNA sequences. *Systematic Biology* 55:454-470.

Thomason J. J. (1991). Cranial strength in relation to estimated biting forces in some mammals. *Canadian Journal of Zoology* 69:2326-2333.

Thompson D. A. (1961). On growth and form. (ed. Bonner J. T). Cambridge University Press, London. 345p.

Tokita M. (2003). The skull development of parrots with special reference to the emergence of a morphologically unique cranio-facial hinge. *Zoological Science* 20:749-758.

Tokita M. (2004). Morphogenesis of parrot jaw muscles: understanding the development of an evolutionary novelty. *Journal of Morphology* 259:69-81.

Tokita M. (2006). Cranial neural crest cell migration in cockatiel *Nymphicus hollandicus* (Aves: Psittaciformes). *Journal of Morphology* 267:333-340.

Tokita M., Kiyoshi T. & Armstrong K. N. (2007). Evolution of craniofacial novelty in parrots through developmental modularity and heterochrony. *Evolution & Development* 9:590-601.

Tokita M. & Nakayama T. (2014). Development of the trigeminal motor neurons in parrots: implications for the role of nervous tissue in the evolution of jaw muscle morphology. *Journal*

of Morphology 275:191-205.

Tonni E. P. & Noriega J. I. (1996). Una nueva especie de *Nandayus* Bonaparte, 1854 (Aves: Psittaciformes) del Plioceno tardío de Argentina. *Revista Chilena de Historia Natural* 69:97-104.

van der Meij M. A. A. & Bout R. G. (2004). Scaling of jaw muscle size and maximal bite force in finches. *The Journal of Experimental Biology* 207:2745-2753.

van der Meij M. A. A. & Bout R. G. (2006). Seed husking time and maximal bite forces in finches. *The Journal of Experimental Biology* 209:3329-3335.

Velhagen W. A. (1997). Analyzing developmental sequences using sequence units. *Systematic Biology* 46:204-210.

Vergara M. N. & Canto-Soler M. V. (2012). Rediscovering the chick embryo as a model to study retinal development. *Neural Development* 7:22.

Vizcaíno S. F., de Iuliis G. & Bargo M. S. (1998). Skull shape, masticatory apparatus, and diet of *Vassallia* and *Holmesina* (Mammalia: Xenarthra: Pampatheriidae). When anatomy constrains destiny. *Journal of Mammalian Evolution* 5:291-322.

Waterhouse D. M. (2006). Parrots in a nutshell: The fossil record of Psittaciformes (Aves). *Historical Biology: An International Journal of Paleobiology* 18:227-238.

Wright T. F., Schirtzinger E. E., Matsumoto T., Eberhard J. R., Graves G. R., et al. (2008). A multilocus molecular phylogeny of the parrots (Psittaciformes): support for a Gondwanan origin during the Cretaceous. *Molecular Biology and Evolution* 25:2141-2156.

Yamasaki M. & Tonosaki A. (1988). Developmental stages of the society finch, *Lonchura striata* var. *domestica*. *Development, Growth & Differentiation* 30:515-542.

Yuri T., Kimball R. T., Harshman J., Bowie R. C. K., Braun M. J., et al. (2013). Parsimony and model-based analyses of indels in avian nuclear genes reveal congruent and incongruent phylogenetic signals. *Biology* 2:419-444.

Zhang G., Li C., Li Q., Li B., Larkin D. M., et al. (2014). Comparative genomics reveals insights into avian genome evolution and adaptation. *Science* 346:1311-1320.

Zusi R. L. (1993). Patterns and diversity in the avian skull. En: *The skull: patterns of structural and systematic diversity*, Vol. 2 (eds. Hanken J. & Hall B. K.). University of Chicago Press, Chicago, pp:391-437.

Zweers G. A., Berkhoudt H. & Vanden Berge J. C. (1994). Behavioral mechanisms of

avian feeding. En: Biomechanics of feeding in vertebrates. Advances in comparative and environmental physiology, Vol. 18 (eds. Bels V. L., Chardon M. & Vandewalle P.). Springer-Verlag, Berlin, pp:241-279.

ANEXO

Tablas

Tabla III.1. Listado de embriones (E), pichones (P) y adultos (A) de *Myiopsitta monachus* utilizados. La “X” indica los tipos de estudios realizados con cada ejemplar.

Ejemplares	Estadios de desarrollo	Secuencia de osificación	Musculatura mandibular	Miogénesis mandibular
E01	X	X	-	-
E02	X	X	-	-
E05	X	X	-	-
E09	X	-	-	-
E10	X	X	-	-
E11	X	-	-	-
E12	X	X	-	-
E16	X	-	-	-
E18	X	-	-	-
E19	X	X	-	-
E20	X	-	-	-
E21	X	X	-	-
E22	X	-	-	-
E23	X	-	-	-
E24	X	-	-	-
E27	X	-	-	-
E29	X	-	-	-
E30	X	-	-	-
E31	X	-	-	-
E32	X	-	-	-
E33	X	-	-	-
E34	X	-	-	-
E35	X	-	-	-
E36	X	-	-	-
E37	X	-	-	-
E38	X	-	-	-
E39	X	-	-	-
E40	X	-	-	-
E41	X	-	-	-
E42	X	-	-	-
E43	X	-	-	-
E44	X	-	-	-
E48	X	-	-	-
E49	X	X	-	-
E50	X	-	-	-
E51	X	-	-	-
E52	X	-	-	-
E54	X	-	-	-
E55	X	-	-	-
E57	X	-	-	-
E58	X	-	-	-

Tabla III.1. Continuación.

Ejemplares	Estadíos de desarrollo	Secuencia de osificación	Musculatura mandibular	Miogénesis mandibular
E59	X	-	-	-
E61	X	-	-	-
E62	X	X	-	-
E63	X	-	-	-
E64	X	X	-	-
E65	X	X	-	-
E67	X	-	-	-
E68	X	-	-	-
E69	X	X	-	-
E72	X	X	-	-
E73	X	-	-	-
E74	X	X	-	-
E75	X	X	-	-
E76	X	-	-	-
E77	X	X	-	-
E78	X	X	-	-
E79	X	-	-	-
E80	X	-	-	-
E81	X	-	-	-
E82	X	-	-	-
E83	X	-	-	-
E84	X	-	-	-
E85	X	-	-	-
E86	X	-	-	-
E87	X	-	-	-
E88	X	-	-	-
E89	X	-	-	-
E90	X	X	-	-
E91	X	-	-	-
E92	X	-	-	-
E94	X	-	-	-
E95	X	-	-	-
E96	X	-	-	-
E97	X	-	-	-
E98	X	X	-	-
E99	X	X	-	-
E100	X	-	-	-
E101	X	X	-	-
E102	X	-	-	-
E103	X	-	-	-
E104	X	X	-	-

Tabla III.1. Continuación.

Ejemplares	Estadíos de desarrollo	Secuencia de osificación	Musculatura mandibular	Miogénesis mandibular
E106	X	-	-	-
E107	X	-	-	X
E108	X	-	-	-
E109	X	-	-	-
E110	X	-	-	-
E111	X	-	-	-
E112	X	-	-	-
E114	X	-	-	-
E115	X	-	-	-
E116	X	X	-	-
E117	X	-	-	X
E120	X	X	-	-
E121	X	X	-	-
E122	X	-	-	X
E123	X	-	-	-
E124	X	-	-	-
E125	X	-	-	-
E126	X	-	-	-
E127	X	-	-	-
E128	X	-	-	-
E129	X	X	-	-
E130	X	-	-	-
E131	X	X	-	-
E132	X	-	-	-
E133	X	-	-	X
E134	X	X	-	-
E135	X	-	-	-
E136	X	-	-	-
E137	X	X	-	-
E138	X	X	-	-
E139	X	X	-	-
E140	X	X	-	-
E141	X	-	-	-
E142	X	-	-	-
E146	X	-	-	-
E148	X	-	-	-
E150	X	-	-	-
E151	X	-	-	-
E153	X	-	-	-
E154	X	-	-	-
E156	X	-	-	-

Tabla III.1. Continuación.

Ejemplares	Estadios de desarrollo	Secuencia de osificación	Musculatura mandibular	Miogénesis mandibular
E158	X	-	-	-
E159	X	-	-	-
E163	X	X	-	-
E164	X	X	-	-
E165	X	X	-	-
E166	X	X	-	-
E167	X	X	-	-
E168	X	-	-	-
E169	X	X	-	-
E172	X	-	-	-
E173	X	X	-	-
E175	X	-	-	-
E176	X	X	-	-
E177	X	X	-	-
E178	X	X	-	-
E184	X	-	-	-
E186	X	-	-	-
E187	X	-	-	-
E189	X	-	-	-
E190	X	-	-	-
E192	X	-	-	X
E194	X	-	-	-
E195	X	-	-	-
E196	X	-	-	X
E197	X	-	-	-
E199	X	-	-	-
E200	X	-	-	-
E202	X	-	-	-
E205	X	X	-	-
E207	X	-	-	-
E208	X	-	-	-
E209	X	-	-	-
E210	X	-	-	-
E211	X	-	-	-
E212	X	-	-	-
E214	X	-	-	-
E216	X	-	-	-
E217	X	-	-	-
E218	X	X	-	-
E219	X	-	-	X
E220	X	-	-	-

Tabla III.1. Continuación.

Ejemplares	Estadios de desarrollo	Secuencia de osificación	Musculatura mandibular	Miogénesis mandibular
E221	X	-	-	X
E222	X	X	-	-
E223	X	-	-	-
E224	X	-	-	-
E225	X	-	-	X
E226	X	-	-	-
E227	X	-	-	-
E228	X	-	-	-
E229	X	-	-	X
E230	X	X	-	-
E232	X	X	-	-
E233	X	-	-	-
E234	X	-	-	-
E236	X	-	-	X
E237	X	-	-	-
E238	X	-	-	-
E242	X	-	-	-
E243	X	-	-	-
E244	X	-	-	-
E245	X	X	-	-
E246	X	-	-	-
E247	X	-	-	-
E248	X	-	-	-
E249	X	-	-	-
E250	X	-	-	-
E251	X	X	-	-
E252	X	-	-	-
E253	X	X	-	-
E254	X	-	-	-
E255	X	-	-	-
E256	X	-	-	-
E257	X	-	-	-
E258	X	-	-	-
E259	X	-	-	X
E260	X	-	-	-
E261	X	-	-	-
E262	X	-	-	-
E264	X	-	-	X
E265	X	X	-	-

Tabla III.1. Continuación.

Ejemplares	Estadios de desarrollo	Secuencia de osificación	Musculatura mandibular	Miogénesis mandibular
P03	-	X	-	-
P04	-	X	-	-
P05	-	X	-	-
P09	-	X	-	-
P12	-	X	-	-
P28	-	X	-	-
P32	-	X	-	-
P43	-	X	-	-
P48	-	X	-	-
P49	-	X	-	-
P56	-	X	-	-
P61	-	-	-	X
P69	-	-	-	X
P70	-	X	-	-
P74	-	-	-	X
P76	-	-	-	X
P78	-	-	-	X
P80	-	-	-	X
P82	-	-	-	X
A01	-	-	X	-
A02	-	-	X	-
A08	-	-	X	-
A09	-	-	X	-
A11	-	-	X	-
A12	-	-	X	-
A13	-	-	X	-
A14	-	-	X	-

Tabla IV.1. Estadios de desarrollo embrionario de *Myiopsitta monachus* y los promedios de las mediciones exomorfológicas (con \pm error estándar, grados de libertad $n-1$), desde el estadio 24 en adelante. Referencias: E, estadio; LE, longitud total del embrión (en mm); LMA, longitud del autopodio del miembro anterior (en mm); LMP, longitud del dedo III del miembro posterior (en mm); LP, longitud total del pico (en mm); M, masa corporal (en gramos); n, número de especímenes.

E	n	M	LE	LP	LMA	LMP
24	3	0,103 \pm 0,049	5,147 \pm 0,689	-	-	-
25	14	0,131 \pm 0,028	7,041 \pm 1,827	-	-	-
27	16	0,234 \pm 0,033	9,718 \pm 2,106	-	-	-
29	7	0,344 \pm 0,044	10,236 \pm 1,743	-	-	-
31	16	0,412 \pm 0,052	13,007 \pm 2,282	-	-	-
34	16	0,542 \pm 0,041	15,417 \pm 1,349	2,063 \pm 0,352	2,939 \pm 0,420	1,449 \pm 0,306
35	11	0,780 \pm 0,080	18,008 \pm 1,024	3,458 \pm 0,285	4,736 \pm 0,531	2,363 \pm 0,221
36	28	1,095 \pm 0,124	20,888 \pm 1,928	4,420 \pm 0,502	5,483 \pm 0,620	3,159 \pm 0,396
38	24	1,561 \pm 0,281	23,950 \pm 3,502	5,160 \pm 0,354	5,838 \pm 0,388	3,773 \pm 0,375
40	28	2,509 \pm 0,431	29,079 \pm 4,021	6,022 \pm 0,543	5,965 \pm 0,600	4,368 \pm 0,479
40+	13	3,810 \pm 0,385	30,033 \pm 3,962	6,808 \pm 0,328	7,117 \pm 0,620	4,893 \pm 0,339

Tabla IV.2. Listado de elementos óseos ordenados según región anatómica y consignado el número de evento asignado, su orden en la secuencia de osificación y el estadio de desarrollo embrionario o la edad post-eclosión en el que aparece para *Myiopsitta monachus*.

	Elementos esqueléticos	Nº evento	Orden	Estadio/días
<i>Ossa cranii</i>	<i>Os basioccipitale</i>	01	22	40
	<i>Os exoccipitale</i>	02	21	40
	<i>Os supraoccipitale</i>	03	31	0-5 días
	<i>Rostrum parasphenoidale</i>	04	11	36
	<i>Ala parasphenoidalis</i>	05	14	36
	<i>Lámina basiparasphenoidalis</i>	06	14	36
	<i>Os laterosphenoidale</i>	07	32	0-5 días
	<i>Ossa otica</i>	08	12	36
	<i>Os squamosum</i>	09	7	35
	<i>Os parietale</i>	10	25	40+
	<i>Os frontale</i>	11	18	38
	<i>Os lacrimale</i>	12	12	36
	<i>Os ectethmoidale</i>	13	36	6 días
	<i>Os mesethmoidale</i>	14	34	0-5 días
<i>Ossa</i>	<i>Os nasale</i>	15	8	35
<i>Maxillae et palati</i>	<i>Os premaxillare</i>	16	8	35
	<i>Os maxillare</i>	17	7	35
	<i>Os palatinum</i>	18	7	35
	<i>Os pterygoideum</i>	19	6	35
	<i>Os jugale</i>	20	6	35
	<i>Os quadratojugale</i>	21	6	35
	<i>Os quadratum</i>	22	16	38
	<i>Os dentale</i>	23	3	35
<i>Ossa mandibulae</i>	<i>Os supra-angulare</i>	24	3	35
	<i>Os angulare</i>	25	3	35
	<i>Os spleniale</i>	26	3	35
	<i>Os prearticulare</i>	27	4	35
	<i>Os articulare</i>	28	34	0-5 días
	<i>Paraglossum</i>	29	20	40
<i>Apparatus hyobranchialis</i>	<i>Basihyale</i>	30	34	0-5 días
	<i>Urohyale</i>	31	34	0-5 días
	<i>Ceratobranchiale</i>	32	10	36
	<i>Epibranchiale</i>	33	34	0-5 días

Tabla IV.2. Continuación.

	Elementos esqueléticos		Orden	Estadio/días
<i>Columna</i>	<i>Vertebrae cervicales (corpus)</i>	34	26	40+
<i>vertebralis</i>	<i>Vertebrae thoracicae (corpus)</i>	35	28	40+
	<i>Vertebrae synsacrales (corpus)</i>	36	30	40+
	<i>Vertebrae caudales (corpus)</i>	37	30	40+
	<i>Pygostylus</i>	38	37	9 días
	<i>Vertebrae cervicales (arcus)</i>	39	26	40+
	<i>Vertebrae thoracicae (proc. transversus)</i>	40	30	40+
	<i>Vertebrae synsacrales (proc. transversus)</i>	41	30	40+
	<i>Vertebrae caudales (arcus)</i>	42	33	0-5 días
	<i>Vertebrae synsacrales (arcus)</i>	43	32	0-5 días
	<i>Costa vertebralis</i>	44	13	36
	<i>Costa sternalis</i>	45	34	0-5 días
	<i>Processus uncinatus</i>	46	34	0-5 días
<i>Ossa cinguli</i>	<i>Sternum</i>	47	39	+ 21 días
<i>membri thoracici</i>	<i>Scapula</i>	48	9	36
	<i>Os coracoideum</i>	49	9	36
	<i>Clavicula</i>	50	9	36
<i>Ossa</i>	<i>Humerus</i>	51	1	34
<i>membri thoracici</i>	<i>Radius</i>	52	1	34
<i>(alae)</i>	<i>Ulna</i>	53	1	34
	<i>Os carpi radiale</i>	54	38	21 días
	<i>Os carpi ulnare</i>	55	38	21 días
	<i>Os metacarpale alulare (II)</i>	56	35	0-5 días
	<i>Phalanx digiti alulae</i>	57	24	40+
	<i>Os metacarpale majus (III)</i>	58	4	35
	<i>Phalanx proximalis digiti majoris</i>	59	17	38
	<i>Phalanx distalis digiti majoris</i>	60	19	38
	<i>Os metacarpale minus (IV)</i>	61	5	35
	<i>Phalanx digiti minoris</i>	62	35	0-5 días

Tabla IV.2. Continuación.

	Elementos esqueléticos		Orden	Estadio/días
<i>Ossa cinguli</i>	<i>Ilium</i>	63	15	36
<i>membri pelvici</i>	<i>Ischium</i>	64	15	36
	<i>Pubis</i>	65	15	36
<i>Ossa</i>	<i>Femur</i>	66	1	34
<i>membri pelvici</i>	<i>Tibiotarsus</i>	67	1	34
	<i>Fibula</i>	68	1	34
	<i>Os metatarsale I</i>	69	27	40+
	<i>Phalanx I</i>	70	29	40+
	<i>Phalanx ungualis</i>	71	29	40+
	<i>Os metatarsale II</i>	72	2	34
	<i>Phalanx I</i>	73	29	40+
	<i>Phalanx II</i>	74	29	40+
	<i>Phalanx ungualis</i>	75	29	40+
	<i>Os metatarsale III</i>	76	2	34
	<i>Phalanx I</i>	77	28	40+
	<i>Phalanx II</i>	78	29	40+
	<i>Phalanx III</i>	79	30	40+
	<i>Phalanx ungualis</i>	80	29	40+
	<i>Os metatarsale IV</i>	81	2	34
	<i>Phalanx I</i>	82	23	40
	<i>Phalanx II</i>	83	35	0-5 días
	<i>Phalanx III</i>	84	35	0-5 días
	<i>Phalanx IV</i>	85	30	40+
	<i>Phalanx ungualis</i>	86	29	40+

Tabla IV.3. Eventos apareados de los elementos óseos de *Myiopsitta monachus*.

	01	02	03	04	05	06	07	08	09	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29
01																													
02	0																												
03	2	2																											
04	0	0	0																										
05	0	0	0	2																									
06	0	0	0	2	1																								
07	2	2	2	2	2	2																							
08	0	0	0	2	0	0	0																						
09	0	0	0	0	0	0	0	0																					
10	2	2	0	2	2	2	0	2	2																				
11	0	0	0	2	2	2	0	2	2	0																			
12	0	0	0	2	0	0	0	1	2	0	0																		
13	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2																	
14	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0																
15	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0															
16	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	1														
17	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0													
18	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1												
19	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0											
20	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1										
21	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1									
22	0	0	0	2	2	2	0	2	2	0	0	2	0	0	2	2	2	2	2	2	2								
23	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0							
24	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1						
25	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1					
26	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1				
27	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	2	2			
28	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0	1	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	
29	0	0	0	2	2	2	0	2	2	0	2	2	0	0	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0	
30	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0	1	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	1	2
31	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0	1	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	1	2
32	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	2	2	2	2	2	2	2	0	2	2	2	2	2	0	0
33	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0	1	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	1	2
34	2	2	0	2	2	2	0	2	2	2	2	2	0	0	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0	2
35	2	2	0	2	2	2	0	2	2	2	2	2	0	0	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0	2
36	2	2	0	2	2	2	0	2	2	2	2	2	0	0	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0	2
37	2	2	0	2	2	2	0	2	2	2	2	2	0	0	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0	2
38	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
39	2	2	0	2	2	2	0	2	2	2	2	2	0	0	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0	2
40	2	2	0	2	2	2	0	2	2	2	2	2	0	0	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0	2
41	2	2	0	2	2	2	0	2	2	2	2	2	0	0	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0	2
42	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0	0	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0	2
43	2	2	2	2	2	2	1	2	2	2	2	2	0	0	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0	2

Tabla IV.3. Continuación.

	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58
01																													
02																													
03																													
04																													
05																													
06																													
07																													
08																													
09																													
10																													
11																													
12																													
13																													
14																													
15																													
16																													
17																													
18																													
19																													
20																													
21																													
22																													
23																													
24																													
25																													
26																													
27																													
28																													
29																													
30																													
31	1																												
32	0	0																											
33	1	1	2																										
34	0	0	2	0																									
35	0	0	2	0	2																								
36	0	0	2	0	2	2																							
37	0	0	2	0	2	2	1																						
38	2	2	2	2	2	2	2	2																					
39	0	0	2	0	1	0	0	0	0																				
40	0	0	2	0	2	2	1	1	0	2																			
41	0	0	2	0	2	2	1	1	0	2	1																		
42	0	0	2	0	2	2	2	2	0	2	2	2																	
43	0	0	2	0	2	2	2	2	0	2	2	2	0																

Tabla IV.3. Continuación.

	01	02	03	04	05	06	07	08	09	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	
44	0	0	0	2	0	0	0	2	2	0	0	2	0	0	2	2	2	2	2	2	2	0	2	2	2	2	2	2	0	0
45	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0	1	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	1	2	
46	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0	1	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	1	2	
47	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	
48	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	2	2	2	2	2	2	2	0	2	2	2	2	2	0	0	
49	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	2	2	2	2	2	2	2	0	2	2	2	2	2	0	0	
50	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	2	2	2	2	2	2	2	0	2	2	2	2	2	0	0	
51	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
52	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
53	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
54	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	
55	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	
56	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	
57	2	2	0	2	2	2	0	2	2	0	2	2	0	0	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0	2	
58	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	2	2	1	0	0	
59	0	0	0	2	2	2	0	2	2	0	0	2	0	0	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0	0	
60	0	0	0	2	2	2	0	2	2	0	2	2	0	0	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0	0	
61	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	2	2	2	0	0	
62	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	
63	0	0	0	2	2	2	0	2	2	0	0	2	0	0	2	2	2	2	2	2	2	0	2	2	2	2	2	0	0	
64	0	0	0	2	2	2	0	2	2	0	0	2	0	0	2	2	2	2	2	2	2	0	2	2	2	2	2	0	0	
65	0	0	0	2	2	2	0	2	2	0	0	2	0	0	2	2	2	2	2	2	2	0	2	2	2	2	2	0	0	
66	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
67	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
68	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
69	2	2	0	2	2	2	0	2	2	2	2	2	0	0	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0	2	
70	2	2	0	2	2	2	0	2	2	2	2	2	0	0	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0	2	
71	2	2	0	2	2	2	0	2	2	2	2	2	0	0	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0	2	
72	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
73	2	2	0	2	2	2	0	2	2	2	2	2	0	0	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0	2	
74	2	2	0	2	2	2	0	2	2	2	2	2	0	0	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0	2	
75	2	2	0	2	2	2	0	2	2	2	2	2	0	0	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0	2	
76	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
77	2	2	0	2	2	2	0	2	2	2	2	2	0	0	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0	2	
78	2	2	0	2	2	2	0	2	2	2	2	2	0	0	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0	2	
79	2	2	0	2	2	2	0	2	2	2	2	2	0	0	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0	2	
80	2	2	0	2	2	2	0	2	2	2	2	2	0	0	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0	2	
81	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
82	2	2	0	2	2	2	0	2	2	0	2	2	0	0	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0	2	
83	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	
84	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	
85	2	2	0	2	2	2	0	2	2	2	2	2	0	0	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0	2	
86	2	2	0	2	2	2	0	2	2	2	2	2	0	0	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0	2	

Tabla IV.3. Continuación.

	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58
44	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
45	1	1	2	1	2	2	2	2	0	2	2	2	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
46	1	1	2	1	2	2	2	2	0	2	2	2	2	2	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
47	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
48	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
49	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
50	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
51	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
52	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
53	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0
54	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0	2	2	2	2	2	2	0	0	0	0	0
55	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0	2	2	2	2	2	2	1	0	0	0	0
56	2	2	2	2	2	2	2	2	0	2	2	2	2	2	2	2	2	0	2	2	2	2	2	2	0	0	0	0	0
57	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	2	2	2	2	2	2	0	0	0	0	0
58	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0
59	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	2	2	2	2	2	2	0	0	0	0	2
60	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	2	2	2	2	2	2	0	0	0	0	2
61	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	2	0	0	0	0	2
62	2	2	2	2	2	2	2	2	0	2	2	2	2	2	2	2	2	0	2	2	2	2	2	2	0	0	1	2	2
63	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	2	2	2	2	2	2	0	0	0	0	2
64	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	2	2	2	2	2	2	0	0	0	0	2
65	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	2	2	2	2	2	2	0	0	0	0	2
66	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0
67	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0
68	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0
69	0	0	2	0	2	0	0	0	0	2	0	0	0	0	2	0	0	0	2	2	2	2	2	2	0	0	0	2	2
70	0	0	2	0	2	2	0	0	0	2	0	0	0	0	2	0	0	0	2	2	2	2	2	2	0	0	0	2	2
71	0	0	2	0	2	2	0	0	0	2	0	0	0	0	2	0	0	0	2	2	2	2	2	2	0	0	0	2	2
72	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	2	0	0	0	0	0
73	0	0	2	0	2	2	0	0	0	2	0	0	0	0	2	0	0	0	2	2	2	2	2	2	0	0	0	2	2
74	0	0	2	0	2	2	0	0	0	2	0	0	0	0	2	0	0	0	2	2	2	2	2	2	0	0	0	2	2
75	0	0	2	0	2	2	0	0	0	2	0	0	0	0	2	0	0	0	2	2	2	2	2	2	0	0	0	2	2
76	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	2	0	0	0	0	0
77	0	0	2	0	2	1	0	0	0	2	0	0	0	0	2	0	0	0	2	2	2	2	2	2	0	0	0	2	2
78	0	0	2	0	2	2	0	0	0	2	0	0	0	0	2	0	0	0	2	2	2	2	2	2	0	0	0	2	2
79	0	0	2	0	2	2	1	1	0	2	1	1	0	0	2	0	0	0	2	2	2	2	2	2	0	0	0	2	2
80	0	0	2	0	2	2	0	0	0	2	0	0	0	0	2	0	0	0	2	2	2	2	2	2	0	0	0	2	2
81	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	2	0	0	0	0	0
82	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	2	2	2	2	2	2	0	0	0	0	2
83	2	2	2	2	2	2	2	2	0	2	2	2	2	2	2	2	2	0	2	2	2	2	2	2	0	0	1	2	2
84	2	2	2	2	2	2	2	2	0	2	2	2	2	2	2	2	2	0	2	2	2	2	2	2	0	0	1	2	2
85	0	0	2	0	2	2	1	1	0	2	1	1	0	0	2	0	0	0	2	2	2	2	2	2	0	0	0	2	2
86	0	0	2	0	2	2	0	0	0	2	0	0	0	0	2	0	0	0	2	2	2	2	2	2	0	0	0	2	2

Tabla IV.3. Continuación.

	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75	76	77	78	79	80	81	82	83	84	85	86
44																												
45																												
46																												
47																												
48																												
49																												
50																												
51																												
52																												
53																												
54																												
55																												
56																												
57																												
58																												
59																												
60	2																											
61	0	0																										
62	2	2	2																									
63	0	0	2	0																								
64	0	0	2	0	1																							
65	0	0	2	0	1	1																						
66	0	0	0	0	0	0	0																					
67	0	0	0	0	0	0	0	1																				
68	0	0	0	0	0	0	0	1	1																			
69	2	2	2	0	2	2	2	2	2	2																		
70	2	2	2	0	2	2	2	2	2	2	2																	
71	2	2	2	0	2	2	2	2	2	2	2	1																
72	0	0	0	0	0	0	0	2	2	2	2	0	0	0														
73	2	2	2	0	2	2	2	2	2	2	2	1	1	2														
74	2	2	2	0	2	2	2	2	2	2	2	1	1	2	1													
75	2	2	2	0	2	2	2	2	2	2	2	1	1	2	1	1												
76	0	0	0	0	0	0	0	2	2	2	2	0	0	0	1	0	0	0										
77	2	2	2	0	2	2	2	2	2	2	2	2	0	0	2	0	0	0	2									
78	2	2	2	0	2	2	2	2	2	2	2	1	1	2	1	1	1	2	2									
79	2	2	2	0	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2								
80	2	2	2	0	2	2	2	2	2	2	2	1	1	2	1	1	1	2	2	1	0							
81	0	0	0	0	0	0	0	2	2	2	2	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0					
82	2	2	2	0	2	2	2	2	2	2	2	0	0	0	2	0	0	0	2	0	0	0	0	2				
83	2	2	2	1	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2			
84	2	2	2	1	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	1		
85	2	2	2	0	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	1	2	2	2	2	0	0	
86	2	2	2	0	2	2	2	2	2	2	2	1	1	2	1	1	1	2	2	1	0	1	2	2	0	0	0	

Tabla IV.4 Listado de los 3655 caracteres de *Myiopsitta monachus*

02000200200220000000000000020220222222222222022000000222200002000000222022202222022
22220002002002200000000000000202202222222222220220000002222000020000002220222022220
22222000200000220000000000000202202000020002202220000002220000020000000000000000
00220022220222220000000200000222202222222222222000000222202202222000222022202222
022222120022022200000002000002222022222222222202220000002222022022220002220222022220
22222200220220000000200000222202222222222220222000000222202202222000222022202222022
222000002200000000000000020220200002000210222000000222000002000000000000000000002200
022122000000020000022220222222222222200000022220220222200022202220222202222222222
222110002000002222222222222222222222000222202202222000222022202222022222002200000
000000002022022222222222022200000022200000200000022202220222200222202200000000000
0222202222222222022200000022220020200000022202220222202222220000002000002222022
22222222222220000002222022022222000222022202222022222000000000000000000000000000000
000200000022000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000
22200000200000000000000000000000022001000002000002222222222222222222222222222220002220220222
2000222022202222022222200000200000222222222222222222222222220002220220222200022202220
22220222221000200000222222222222222222222222222222000222022022220002220222022222000
200000222222222222222222222222222222222222000222022022220002220222022222221120000022222222
2222222222222222222222222222222222222222222222222222222222222222222222222222222200
0222202202222000222022202222022222222222222222222222222222222222222222222222222200
220222022220222222222222222222222222222222222222222222222222222222222222222222222222221
112222222222222222222222222222222222222222222222222222222222222222222222222222222222222
222222000222222222222222222222222222222222222222222222222222222222222222222222222222222
000222022202222022222222222222222222222222222222222222222222222222222222222222222222222
222222222222222222222222222222222222222222222222222222222222222222222222222222222222222
0222000002000000000000000000000002200220222222222220222000000222200002000000222022202
2220222221010000200000011200000022200000200000000000000000000000000220001000020000001120
000002220000020000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000
2222022222000020000001120000002220000020000000000000000000000000000002200222122220222000000
22200000200000022202220222220022222202222022220000002220000020000000220222012220022
221201122022200000022200000200000000000000000000000000000000000000000000000000000000000
000000000000100022100000000020000002200000000000000000000000000000000000000000000000000
220000020000002220222022220022221220222000000222000002000000000000000000000000000000000
220000002220000020000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000
200022200000022200000200000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000
022222120000002220000020000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000
022000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000
100022202202222000222022202222200022220222000222022202220222222222222222222222222222222
222221112222222222222222222222222222222222222222222222222222222222222222222222222222222
222222222222100000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000
000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000
000000222022202220222220222200000222022202220222222222222222222222222222222222222222222
000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000
000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000
211222222222222222222222222222222222222222222222222222222222222222222222222222222222222
1210022210111001210022212221222211001210022211001210022210012100222122221222
222220022222100222100022100022212222222222100000

Tabla IV.5. Estados de carácter que determinan las autapomorfias de *Myiopsitta monachus* (véase Tabla IV.2 para asignación de elementos óseos a los n° de eventos). El estado de carácter indica que el primer evento ocurre antes (0), al mismo tiempo (1) o después (2) que el segundo evento.

N° carácter	Eventos	Estado de carácter
88	5 versus 2	0
91	8 versus 2	0
275	27 versus 4	0
280	32 versus 4	0
576	10 versus 8	2
577	11 versus 8	2
578	12 versus 8	1
588	22 versus 8	2
669	26 versus 9	0
670	27 versus 9	0
894	26 versus 12	0
895	27 versus 12	0
1041	28 versus 14	1
1111	27 versus 15	0
1181	27 versus 16	0
1244	21 versus 17	0
1249	26 versus 17	0
1250	27 versus 17	0
1312	21 versus 18	0
1317	26 versus 18	0
1318	27 versus 18	0
1381	23 versus 19	0
1382	24 versus 19	0
1384	26 versus 19	0
1385	27 versus 19	0
1445	21 versus 20	1
1450	26 versus 20	0
1451	27 versus 20	0
1516	27 versus 21	0
1704	26 versus 24	1

Tabla IV.6. Estados de carácter que determinan al clado Psittaciformes (véase Tabla IV.2 para asignación de elementos óseos a los n° de eventos). El estado de carácter indica que el primer evento ocurre antes (0) o después (2) que el segundo evento.

N° carácter	Eventos	Estado de carácter
32	33 versus 1	2
261	13 versus 4	2
884	16 versus 12	0
1101	60 versus 13	0
1102	61 versus 13	0
1109	68 versus 13	0
1447	23 versus 20	0
1448	24 versus 20	0
1449	25 versus 20	0
1771	32 versus 25	2

Tabla IV.7. Variables de los músculos mandibulares de *Myiopsitta monachus*. Referencias: AMEp, *m. adductor mandibulae externus profundus*; AMEs, *m. adductor mandibulae externus superficialis*; AMP, *m. adductor mandibulae posterior*; ASFT, área de sección fisiológica transversal (en mm²); DMi, *m. depressor mandibulae pars intermedia*; DMp, *m. depressor mandibulae pars profunda*; DMs, *m. depressor mandibulae pars superficialis*; EM, *m. ethmomandibularis*; Fe, fuerza de entrada (en N); Fs, fuerza de salida (en N) calculada al multiplicar la Fe con la VM 0° (con el pico cerrado) y 54° (con el máximo ángulo de apertura); M, media de la masa muscular (en gramos y con \pm error estándar, grados de libertad $n-1$); PM, *m. pseudomasseter*; PPtQ, *m. protractor pterygoideus et quadrati*; Pss, *m. pseudotemporalis superficialis*; Ptd, *m. pterygoideus dorsalis*; Ptv(pa), *m. pterygoideus ventralis pars palatina*; Ptv(pt), *m. pterygoideus ventralis pars pterygoidea*; VM, ventaja mecánica (relación entre el brazo de momento de entrada y el de salida).

Músculo	M	ASFT	Fe	VM _{0°}	VM _{54°}	Fs _{0°}	Fs _{54°}
TP	0,014*	-	-	-	-	-	-
PPtQ	0,031 \pm 0,011	4,543	1,136	-	-	-	-
Ptv(pa)	0,135 \pm 0,010	24,156	10,167	0,146	0,123	1,483	1,251
Ptv(pt)	0,119 \pm 0,024	16,512					
Ptd	0,150 \pm 0,014	23,118	5,78	0,174	0,159	1,007	0,918
EM	0,152 \pm 0,018	21,812	5,453	0,515	0,37	2,811	2,019
Pss	0,042 \pm 0,002	9,324	2,331	0,37	0,255	0,862	0,595
AMEp	0,090 \pm 0,006	14,321	3,58	0,294	0,174	1,053	0,624
AMEs + PM	0,075 \pm 0,014	14,464	3,616	0,291	0,272	1,053	0,985
AMP	0,029 \pm 0,008	7,399	1,85	0,056	0,055	0,103	0,101
DMs	0,084 \pm 0,016	9,254	2,314	-	-	-	-
DMi + DMp	0,014 \pm 0,006	-	-	-	-	-	-

*valor de masa para sólo un músculo medido.

Tabla V.1. Fuerza de mordida “FM” (en N), Masa corporal “M” (en gramos) y fuerza de mordida en relación a la masa corporal “FM/M” de *Myopsitta monachus* y de la información disponible para otras Aves.

Taxón	Orden	FM	M	FM/M
<i>Falco sparverius</i> *	Falconiformes	3,5	78,8	0,044
<i>Falco mexicanus</i> *	Falconiformes	16,5	487,7	0,034
<i>Falco columbarius</i> *	Falconiformes	5,26	137	0,038
<i>Falco peregrinus</i> *	Falconiformes	16,9	683,6	0,024
<i>Accipiter striatus</i> *	Accipitriformes	2,73	113,5	0,024
<i>Accipiter cooperii</i> *	Accipitriformes	3,9	342,7	0,011
<i>Lonchura oryzivora</i> **	Passeriformes	9,6	30,4	0,315
<i>Mycerobas affinis</i> **	Passeriformes	38,4	70	0,548
<i>Myiopsitta monachus</i>	Psittaciformes	16,74	120	0,139

*Datos obtenidos de Sustaita (2008) a partir del ASFT.

**Datos obtenidos de van der meij & Bout (2004) a partir de transductores de fuerza.

ANEXO

Figuras

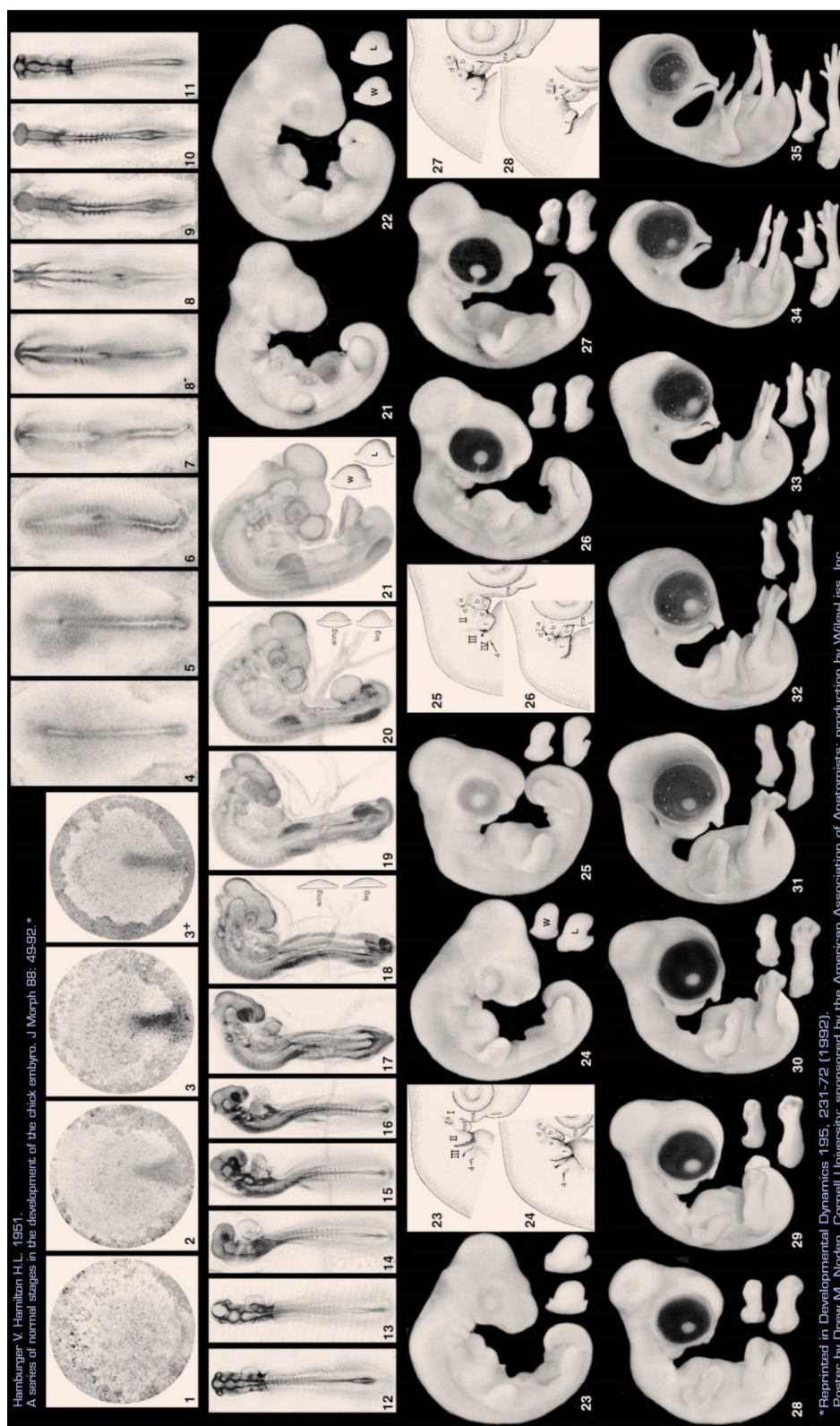


Figura II.1. Póster confeccionado por Drew M. Noden de los estadios de desarrollo embrionario normal de *Gallus gallus domesticus* (Hamburger & Hamilton 1951).

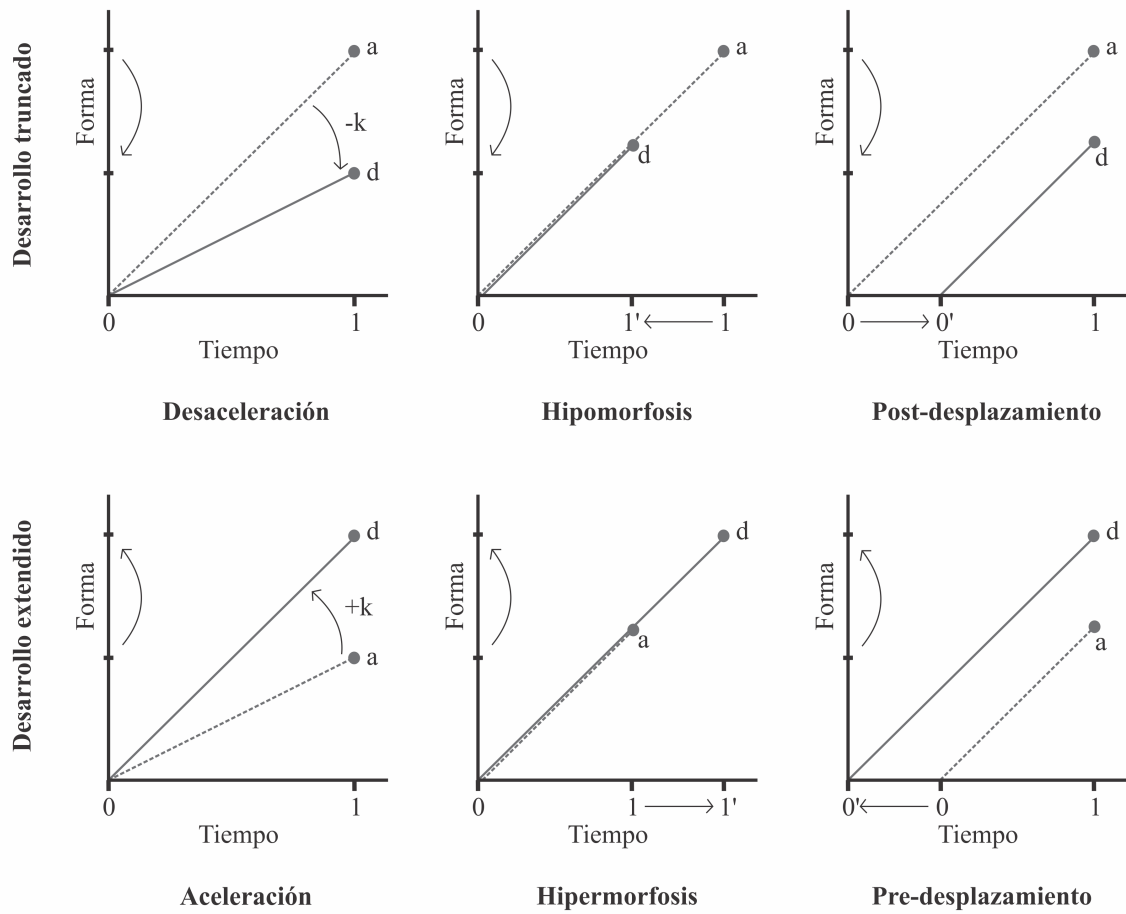


Figura II.2. Los seis tipos de heterocronías de crecimiento que resultan de los cambios en la tasa (k), inicio (0) y finalización (1) de las trayectorias de desarrollo del descendiente (d) respecto del ancestro (a) propuestos por Reilly et al. (1997).

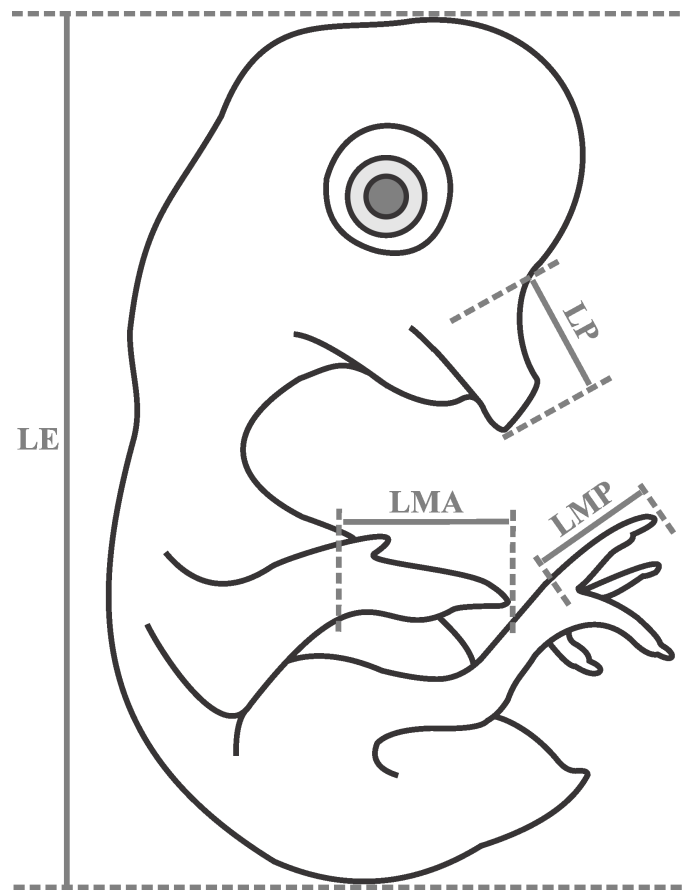


Figura III.1. Detalle de medidas exomorfológicas realizadas en embriones de *Myiopsitta monachus*. Referencias: LE, la longitud total del embrión; LP, longitud total del pico; LMA, longitud del autopodio del miembro anterior; LMP, longitud del dedo III del miembro posterior.

A

B-D-A-(CE)

B

		Evento				
		A	B	C	D	E
Evento	A					
	B	0				
	C	2	2			
	D	0	2	0		
	E	2	2	1	2	

C

- 1 . B versus A = 0
- 2 . C versus A = 2**
- 3 . C versus B = 2
- 4 . D versus A = 0
- 5 . D versus B = 2
- 6 . D versus C = 0
- 7 . E versus A = 2
- 8 . E versus B = 2
- 9 . E versus C = 1
- 10 . E versus D = 2

D*Taxón X: 0220202212*

Figura III.2. Método de eventos apareados modificado de Jeffery et al. (2005). **A**, secuencia de cinco eventos (A-E) para un taxón “X”. Los eventos C y E ocurren simultáneamente. **B**, tabla de eventos apareados para los cinco eventos. Existen 10 pares de eventos o caracteres dado por la fórmula $\frac{1}{2} (n^2 - n)$, donde “n” es el número de eventos. Las celdas grises indican eventos apareados duplicados y las negras comparaciones no posibles (e.g. A versus A). **C**, lista ordenada de caracteres. A modo de ejemplo se señala en negrita la asignación del carácter “CA” con el número 2 que indica que el evento C ocurre posteriormente al evento A. **D**, lista de eventos apareados para análisis posterior de comparación.

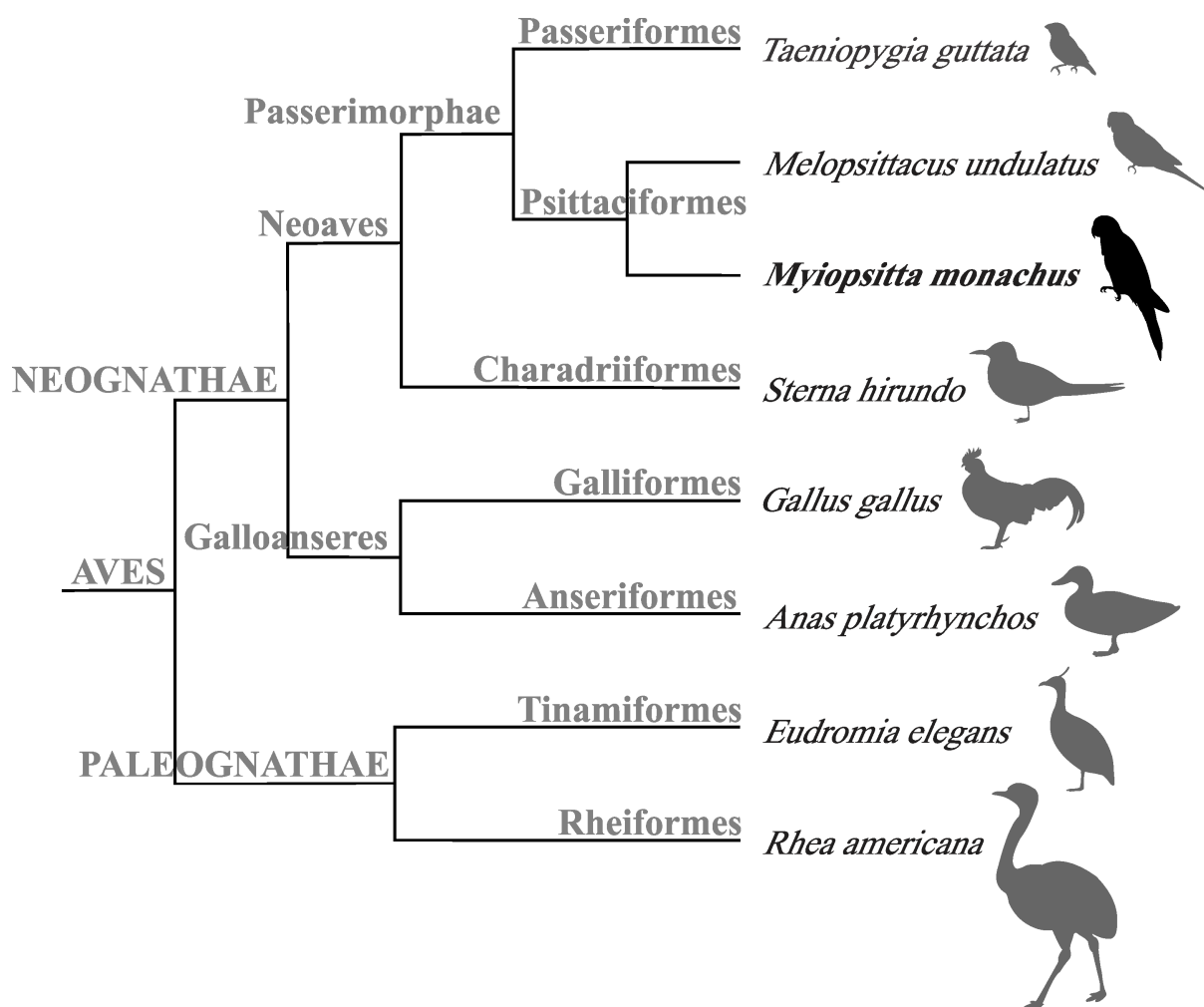


Figura III.3. Recorte de filogenia propuesta por Jarvis et al. (2014) donde se encuentran representados todos los taxones a analizar con el método de eventos apareados y “cracking” de eventos apareados.

A			
	Carácter	Nodo 1	Nodo 2
	21	1 2	2
	31	2	2
	41	0	1
	51	0	1
	61	0	0
	32	1 2	0 1 2
	42	0	0
	52	1 2	0 1
	62	0	0

B			
	Recodificación		
	Carácter	Nodo 1	Nodo 2
	21	?	2
	31	2	2
	41	0	?
	51	0	?
	61	0	0
	32	?	?
	42	0	0
	52	?	?
	62	0	0

C			
	Puntaje		
	Carácter	Nodo 1	Nodo 2
	21	0,5	0
	31	0	0
	41	1	0,5
	51	1	0,5
	61	1	1
	Sumatoria	3,5	2
	32	0,5	0,5
	42	1	1
	52	0,5	0,5
	62	1	1
	Sumatoria	3	3

D			
	Orden secuencia		
	Evento	Nodo 1	Nodo 2
	1	1	2
	2	2	1

Figura III.4. Método de “cracking” de eventos apareados (“*event-pair cracking*”) propuesto por Jeffery et al. (2002). **A**, reconstrucción de los estados de carácter de los nodos ancestrales como resultado de mapeo de caracteres del método de eventos apareados. **B**, nueva codificación de estados de carácter, donde se asigna el signo “?” a aquellos caracteres con más de un estado posible (0, 1 y/o 2) y a aquellos estados asignados con el número 1. **C**, asignación de valor numérico a cada estado de carácter de los nodos ancestrales: al estado “0” se asigna el puntaje 1, al estado “?” el puntaje 0,5 y al estado “2” el puntaje 0. Se muestra la sumatoria de los puntajes de todos los pares de eventos en los que participa. **D**, ordenamiento de mayor a menor en la secuencia.

A				B		
Carácter	Nodo 1	Nodo 2	CR	Carácter	CR	Reemplazo
21	1	1	0	31	2	1
31	0	2	2	51	1	1
41	2	2	0	61	2	1
51	1	2	1	32	-1	-1
61	0	2	2	42	-2	-1
32	2	1	-1			
42	2	0	-2			

C						
Evento	Absolutos					CAT
	En fila	En columna	CRT	En fila	En columna	
1	0	3	-3	0	3	3
2	0	-2	2	0	2	2
3	1	0	1	1	0	1
4	-1	0	-1	1	0	1
5	1	0	1	1	0	1
6	1	0	1	1	0	1
Mediana						1

D							
Evento	Absolutos						J
	En fila	En columna	CRT	En fila	En columna	CAT	
1	0	3	-3	0	3	3	-1
2	0	-2	2	0	2	2	1

Figura III.5. Método de “cracking” de eventos apareados (“*event-pair cracking*”) propuesto por Jeffery et al. (2002). **A**, cálculo del cambio relativo (CR) para cada carácter. **B**, Selección de los cambios (CR distinto de cero) y reemplazo con “+1” a los CR positivos y con “-1” a los CR negativos. **C**, cálculo del cambio relativo total (CRT) como la suma de los estados en los que un evento participó como parte de una fila menos la suma de los estados en que un evento participó como parte de una columna y cálculo del cambio absoluto total (CAT) como la sumatoria de los valores absolutos de los eventos como parte de una fila y como parte de una columna. Se identifican los eventos que se movieron activamente (valores mayores a la mediana, en negrita). **D**, cálculo de los CRT y CAT ajustados al descartar los cambios que estén involucrados en otro evento seleccionado y cálculo de la coherencia del movimiento mediante el índice “J” (CRT/CAT).

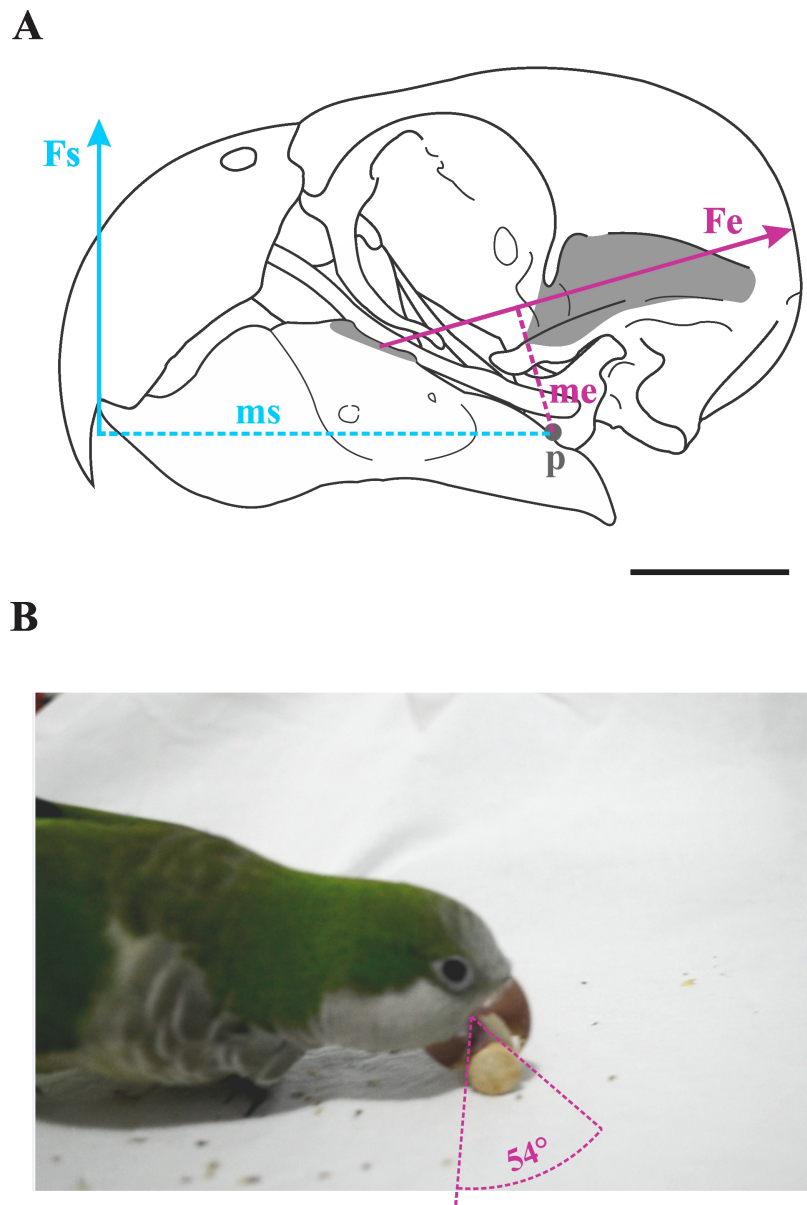


Figura III.6. **A**, Sistema de palanca del cierre de la mandíbula durante la contracción del *m. adductor mandibulae externus profundus* de *Myiopsitta monachus*. Referencias: F_e , fuerza de entrada; F_s , fuerza de salida; me , brazo de momento de entrada; ms , brazo de momento de salida; p , pivot. Escala = 1 cm. **B**, ángulo de apertura máximo del pico medido a partir de imágenes obtenidas de videos de un ejemplar vivo.

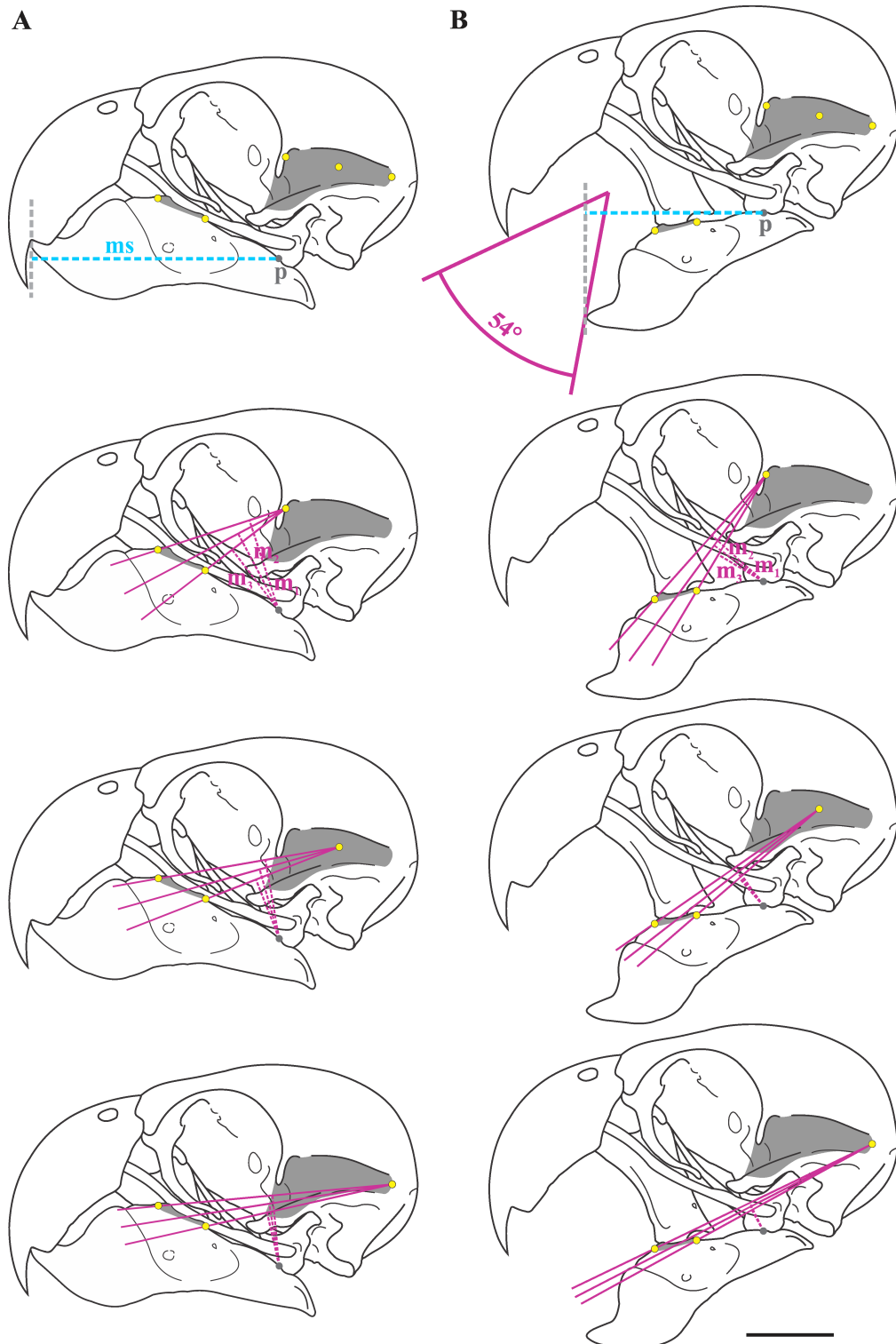


Figura III.7. Brazos de momento del *m. adductor mandibulae externus profundus* de *Myiopsitta monachus* según la propuesta de Vizcaíno et al. (1998). **A**, con el pico cerrado; **B**, con el pico abierto al máximo. Referencias: m_{1-3} , brazos de momento de entrada de cada línea de acción; m_s , brazo de momento de salida; p , pivot. Escala = 1 cm.

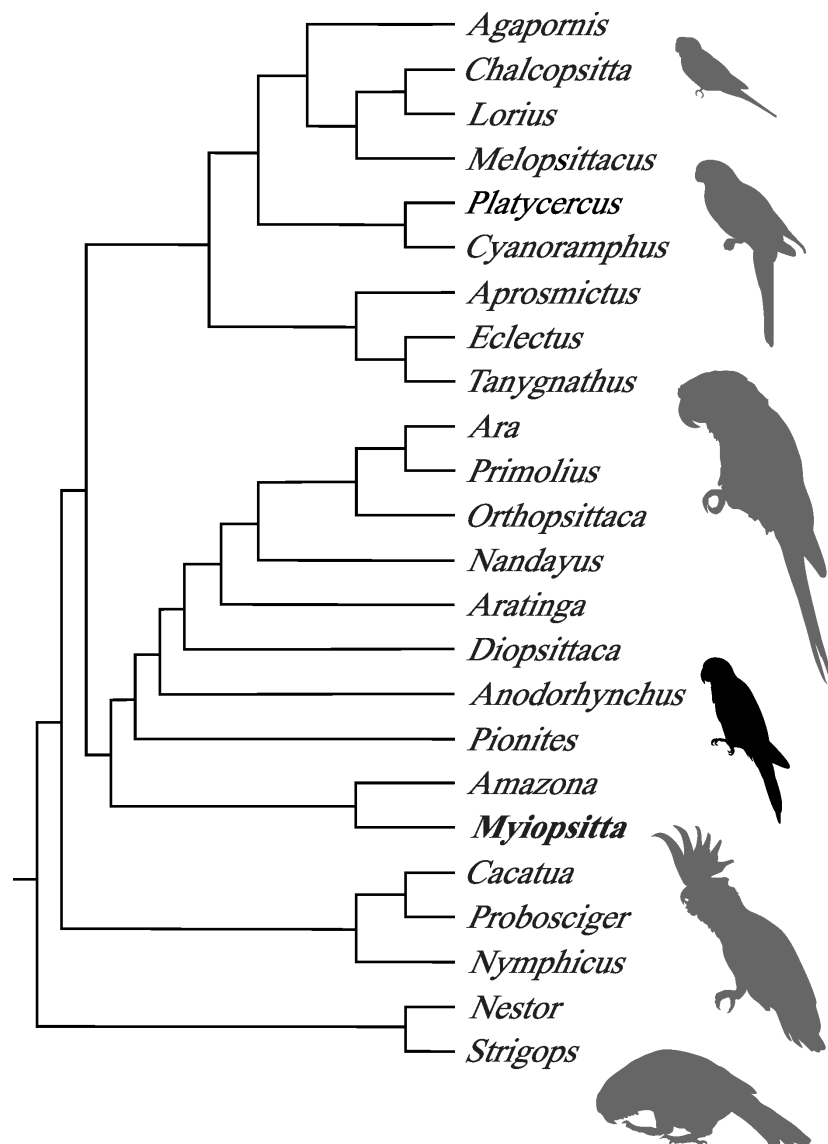


Figura III.8. Filogenia modificada obtenida de Tavares et al. (2006) y Wright et al. (2008) utilizada para el trazo de las novedades evolutivas del complejo cráneo-mandibular de los Psittaciformes.

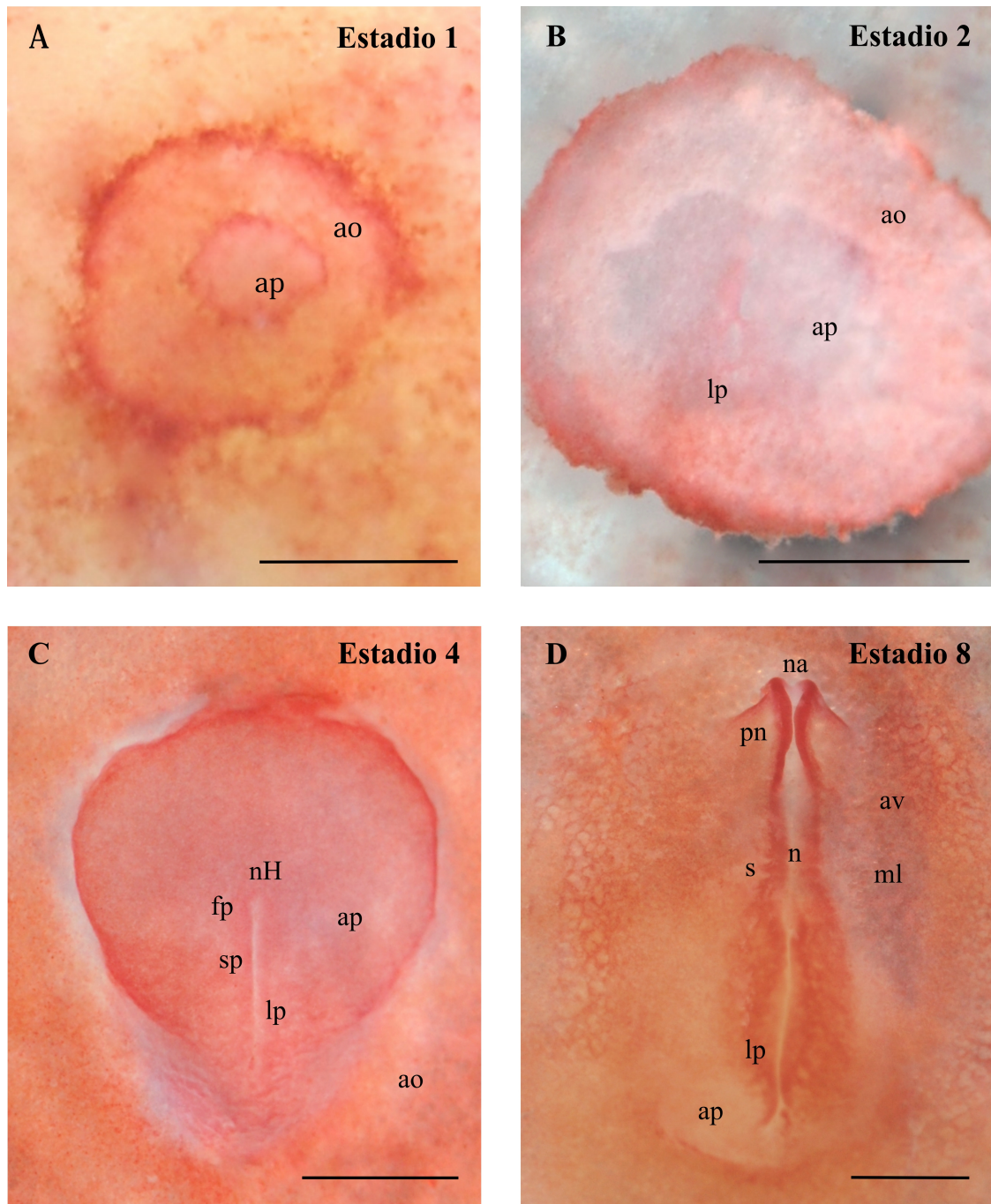


Figura IV.1. Estadios de desarrollo embrionario en vistas dorsales de *Myiopsitta monachus*. **A**, Estadio 1; **B**, Estadio 2; **C**, Estadio 4; y **D**, Estadio 8. Referencias: ao, área opaca; ap, área pelúcida; av, área vascular; fp, fosa primitiva; lp, línea primitiva; ml, mesodermo lateral; n, notocorda; na, neuroporo anterior; nH, nodo de Hensen; pn, pliegues neurales; s, somitos; sp, surco primitivo. Escala = 1 mm.

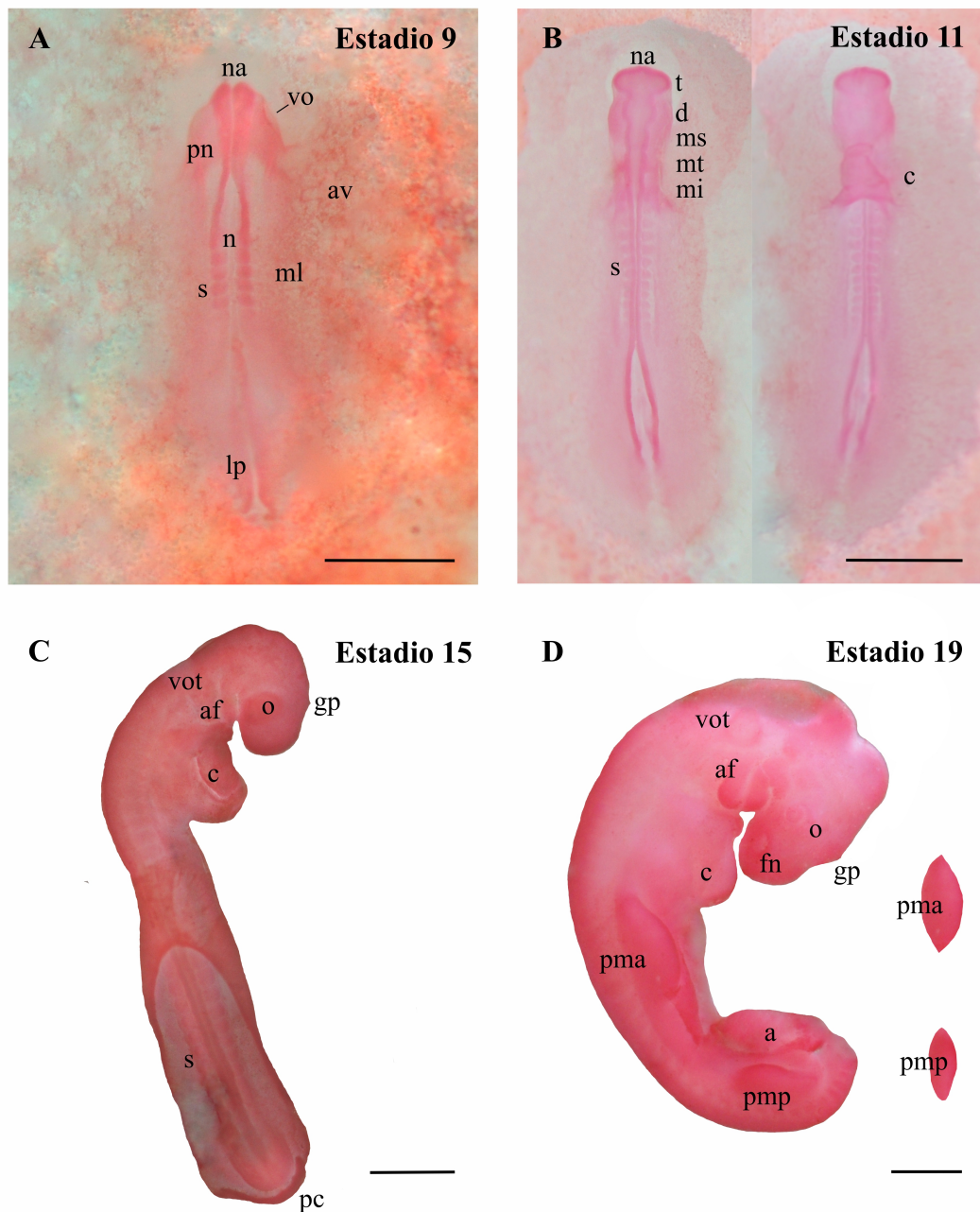


Figura IV.2. Estadios de desarrollo embrionario de *Myiopsitta monachus*. **A**, Estadio 9 en vista dorsal; **B**, Estadio 11 en vista dorsal (izquierda) y ventral (derecha); **C**, Estadio 15 en vista lateral derecha, y **D**, Estadio 19 en vista lateral derecha. Referencias: a, alantoides; af, arcos faríngeos; av, área vasculosa; c, corazón; d, diencéfalo; fn, fosa nasal; gp, glándula pineal; lp, línea primitiva; mi, mielencéfalo; ml, mesodermo lateral; ms, mesencéfalo; mt, metencéfalo; n, notocorda; na, neuroporo anterior; o, ojo; pc, primordio de cola; pma, primordio de miembro anterior; pmp, primordio de miembro posterior; pn, pliegues neurales; s, somitos; t, telencéfalo; vo, vesícula óptica; vot, vesícula ótica. Escala = 1 mm. El detalle de los miembros no está a escala.

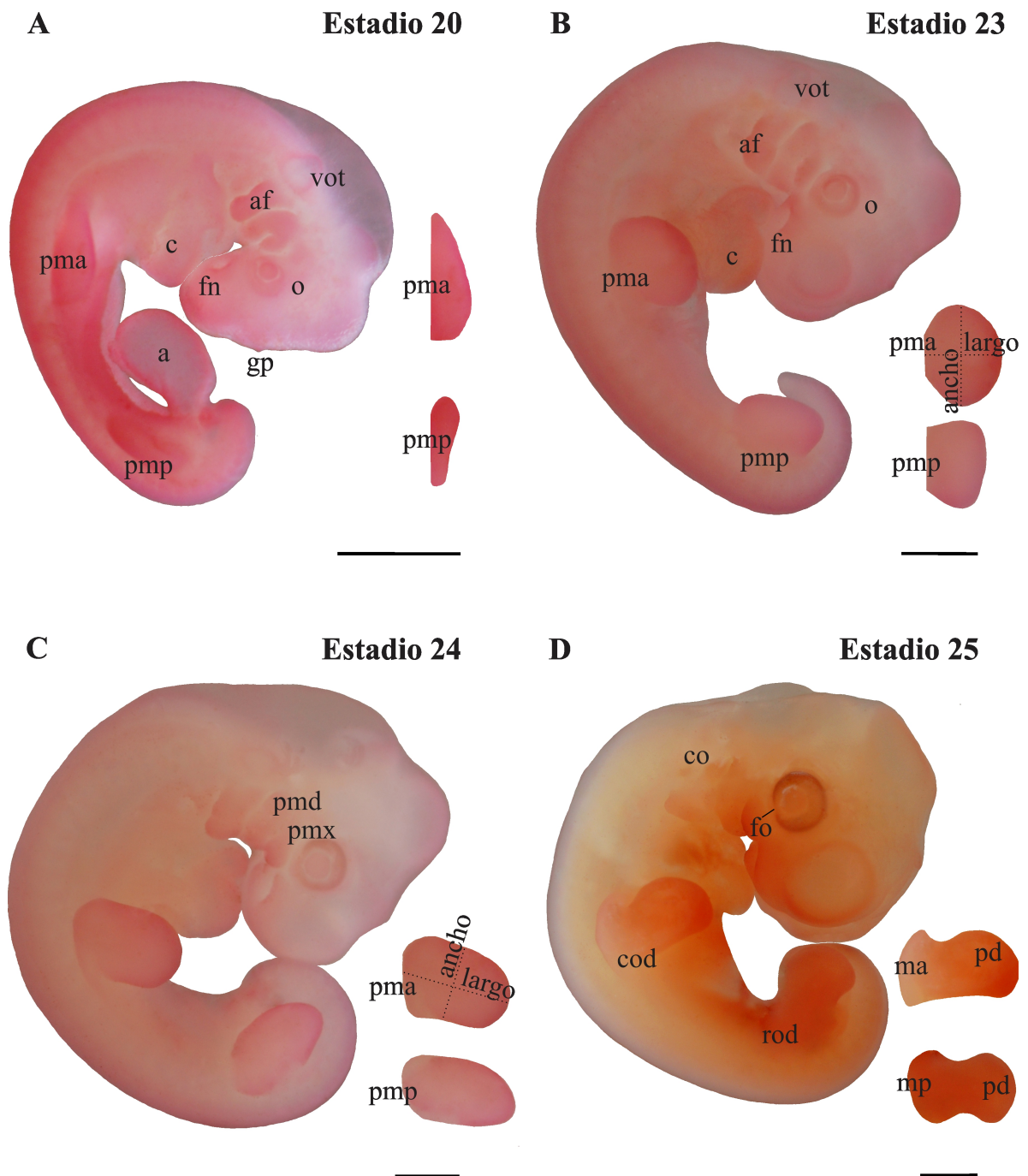


Figura IV.3. Estadios de desarrollo embrionario en vistas laterales derechas de *Myiopsitta monachus*. **A**, Estadio 20; **B**, Estadio 23; **C**, Estadio 24; y **D**, Estadio 25. Referencias: a, alantoides; af, arcos faríngeos; c, corazón; co, collar; cod, codo; fo, fisura óptica; fn, fosa nasal; gp, glándula pineal; ma, miembro anterior; mp, miembro posterior; o, ojo; pd, placa digital; pma, primordio de miembro anterior; pmd, proceso mandibular; pmp, primordio de miembro posterior; pmx, proceso maxilar; rod, rodilla; vot, vesícula ótica. Escala = 1 mm. El detalle de los miembros no está a escala.

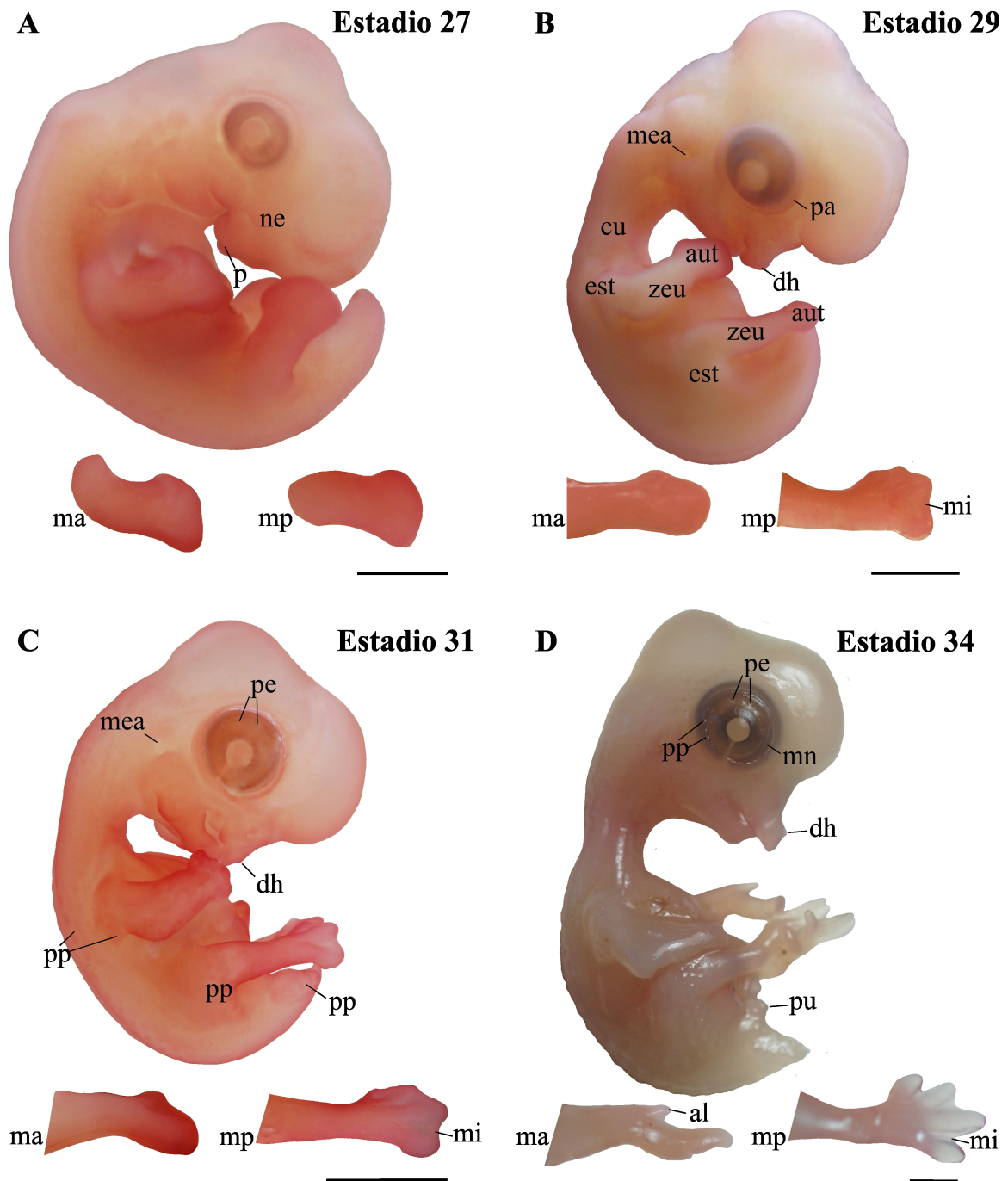


Figura IV.4. Estadios de desarrollo embrionario en vistas laterales derechas de *Myiopsitta monachus*. **A**, Estadio 27; **B**, Estadio 29; **C**, Estadio 31; y **D**, Estadio 34. Referencias: al, álula; aut, autopodio; cu, cuello; dh, diente de huevo; est, estilopodio; ma, miembro anterior; mea, meato auditivo; mi, membrana interdigital; mn, membrana nictitante; mp, miembro posterior; ne, narinas externas; p, pico; pa, párpado; pe, papilas escleróticas; pp, primordio de pluma; pu, papila urogenital; zeu, zeugopodio. Escala = 2 mm.

El detalle de los miembros no está a escala.

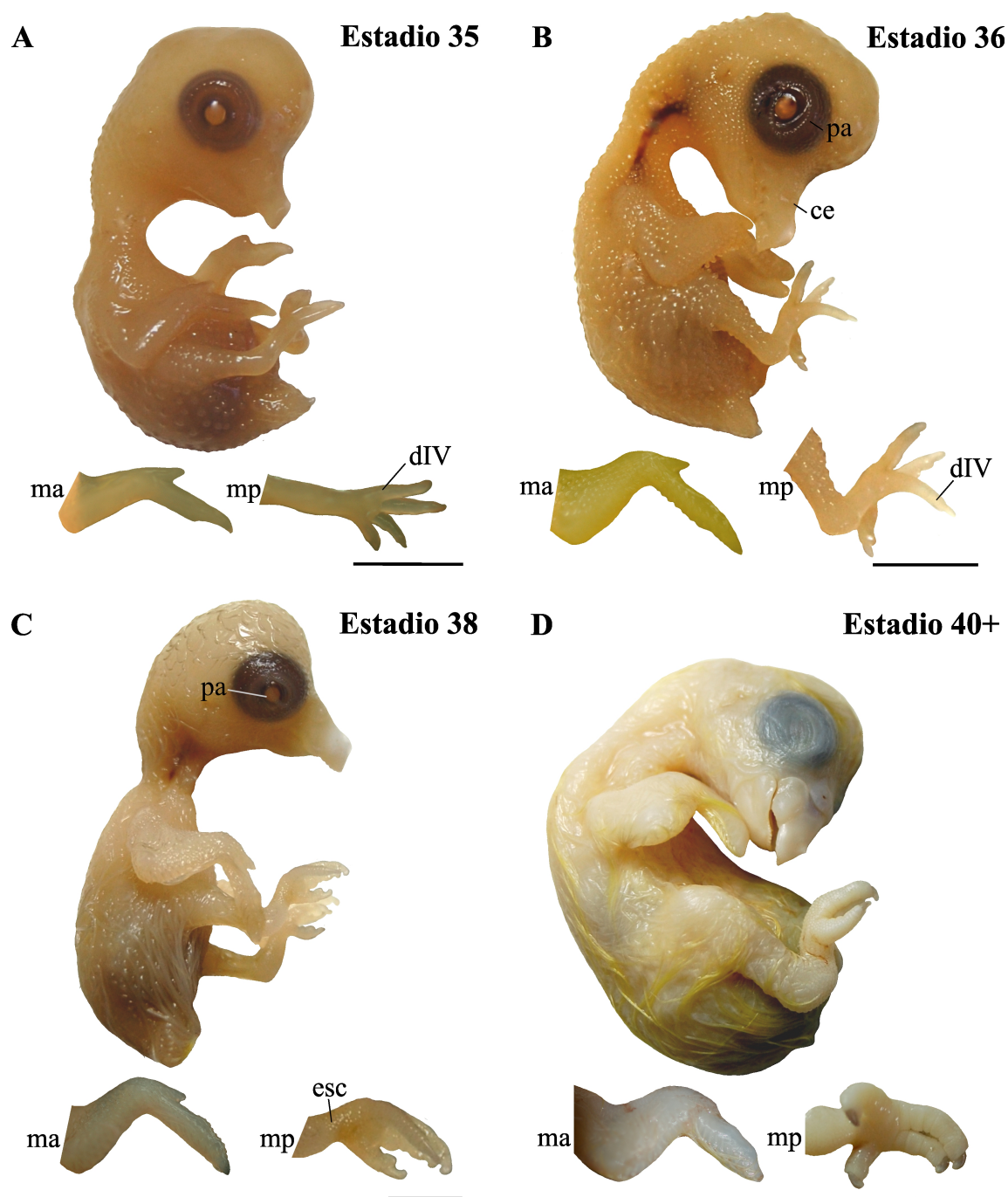


Figura IV.5. Estadios de desarrollo embrionario en vistas laterales derechas de *Myiopsitta monachus*. **A**, Estadio 35; **B**, Estadio 36; **C**, Estadio 38; y **D**, Estadio 40+. Referencias: ce, cera; dIV, dígito IV; esc, escamas; ma, miembro anterior; mp, miembro posterior; pa, párpado. Escala = 5 mm. El detalle de los miembros no está a escala.

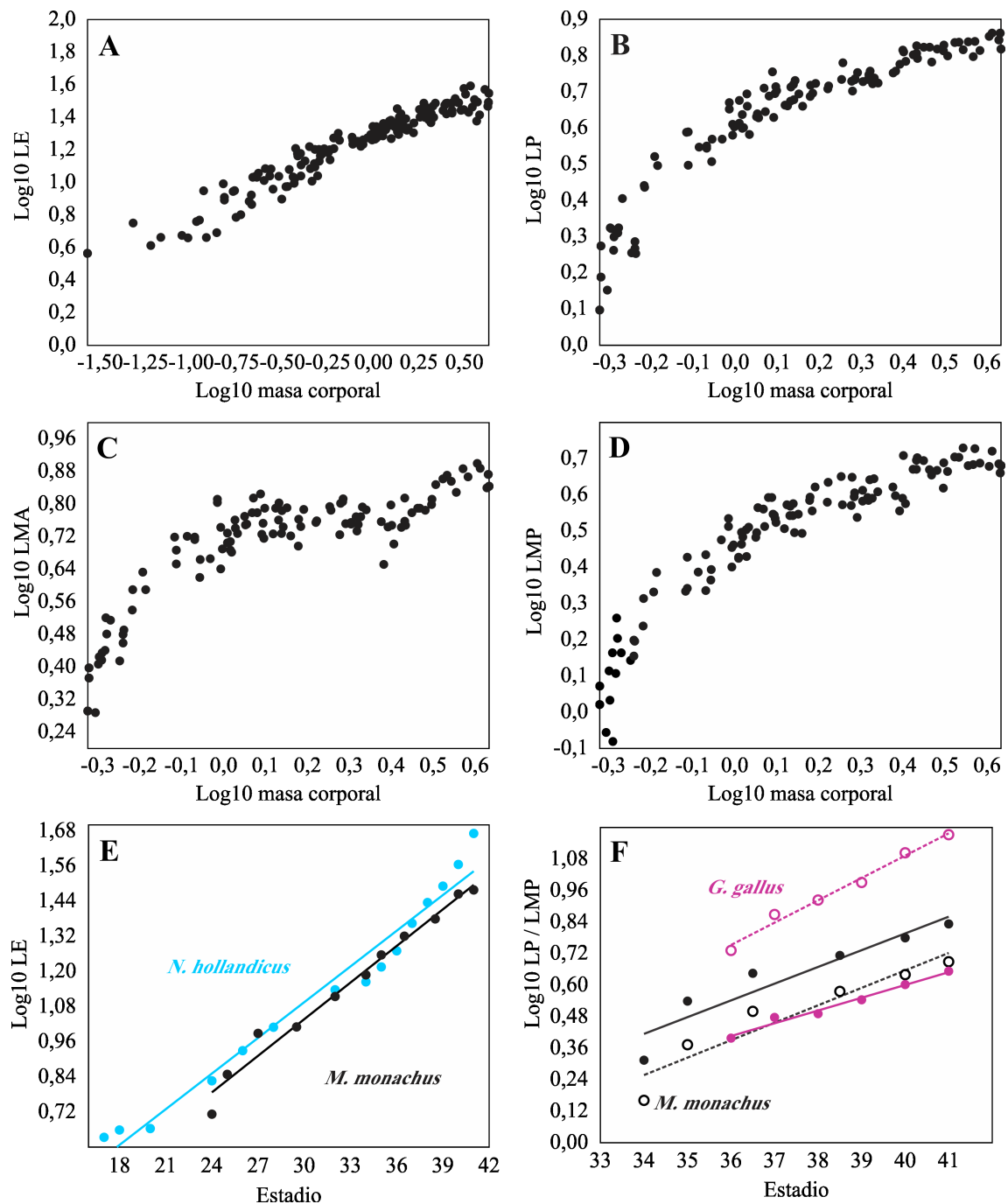


Figura IV.6. Curvas de crecimiento del Log10 de las medidas versus Log10 de la masa corporal en *Myiopsitta monachus* (A-D). Correlación de Log10 de la longitud total del embrión (LE) versus estadios en *Myiopsitta monachus* comparado con *Nymphicus hollandicus* (celeste) (E), y regresión lineal de Log10 de la longitud total del pico (LP) y de Log10 de la longitud del dedo III del miembro posterior (LMP, línea punteada y círculos vacíos) en *Myiopsitta monachus* comparado con *Gallus gallus domesticus* (rosa) (F).

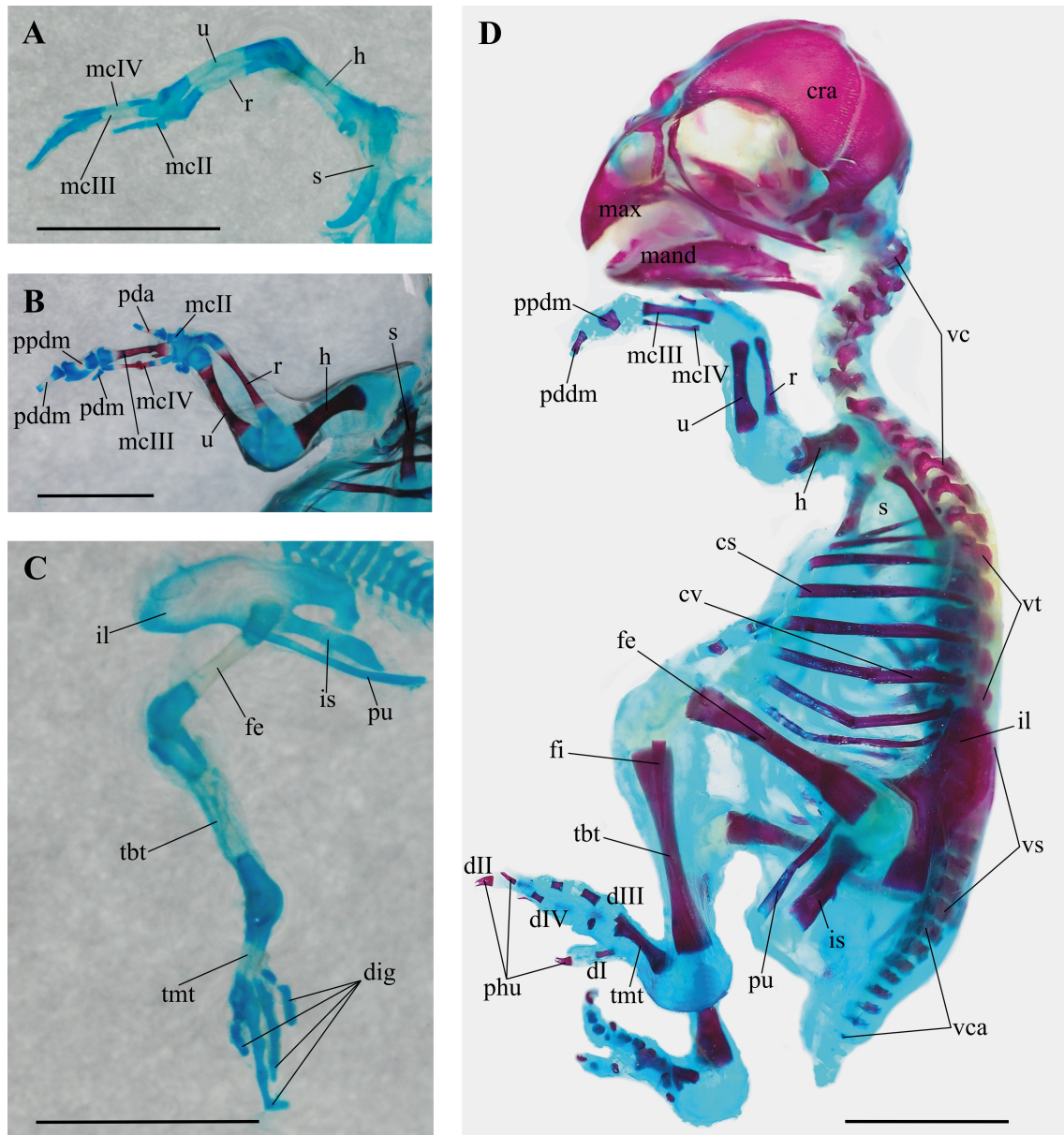


Figura IV.7. Ejemplares de *Myiopsitta monachus* diafanizados y doblemente coloreados con rojo de alizarina y azul de alcian. **A**, miembro anterior de un embrión del estadio 35; **B**, miembro anterior de un pichón de entre 0 y 5 días; **C**, cintura pélvica y miembro posterior de un embrión del estadio 35; **D**, pichón de entre 0 y 5 días. Referencias: cra, *ossa cranii*; cs, *costa sternalis*; cv, *costa vertebralis*; dI, dígito I; dII, dígito II; dIII, dígito III; dIV, dígito IV; dig, dígitos; fe, *femur*; fi, *fibula*; h, *humerus*; il, *ilium*; is, *ischium*; mand, *ossa mandibulae*; max, *ossa maxillae et palati*; mcII, *os metacarpale alulare (II)*; mcIII, *os metacarpale majus (III)*; mcIV, *os metacarpale minus (IV)*; pda, *phalanx digiti alulae*; pddm, *phalanx distalis digiti majoris*; pdm, *phalanx digiti minoris*; phu, *phalanx ungualis*; ppdm, *phalanx proximalis digiti majoris*; pu, *pubis*; r, *radius*; s, *scapula*; tbt, *tibiotarsus*; tmt, *ossa metatarsale*; u, *ulna*; vc, *vertebrae cervicales*; vca, *vertebrae caudales*; vt, *vertebrae thoracicae*; vs, *vertebrae synsacrales*. Escala = 1 cm.

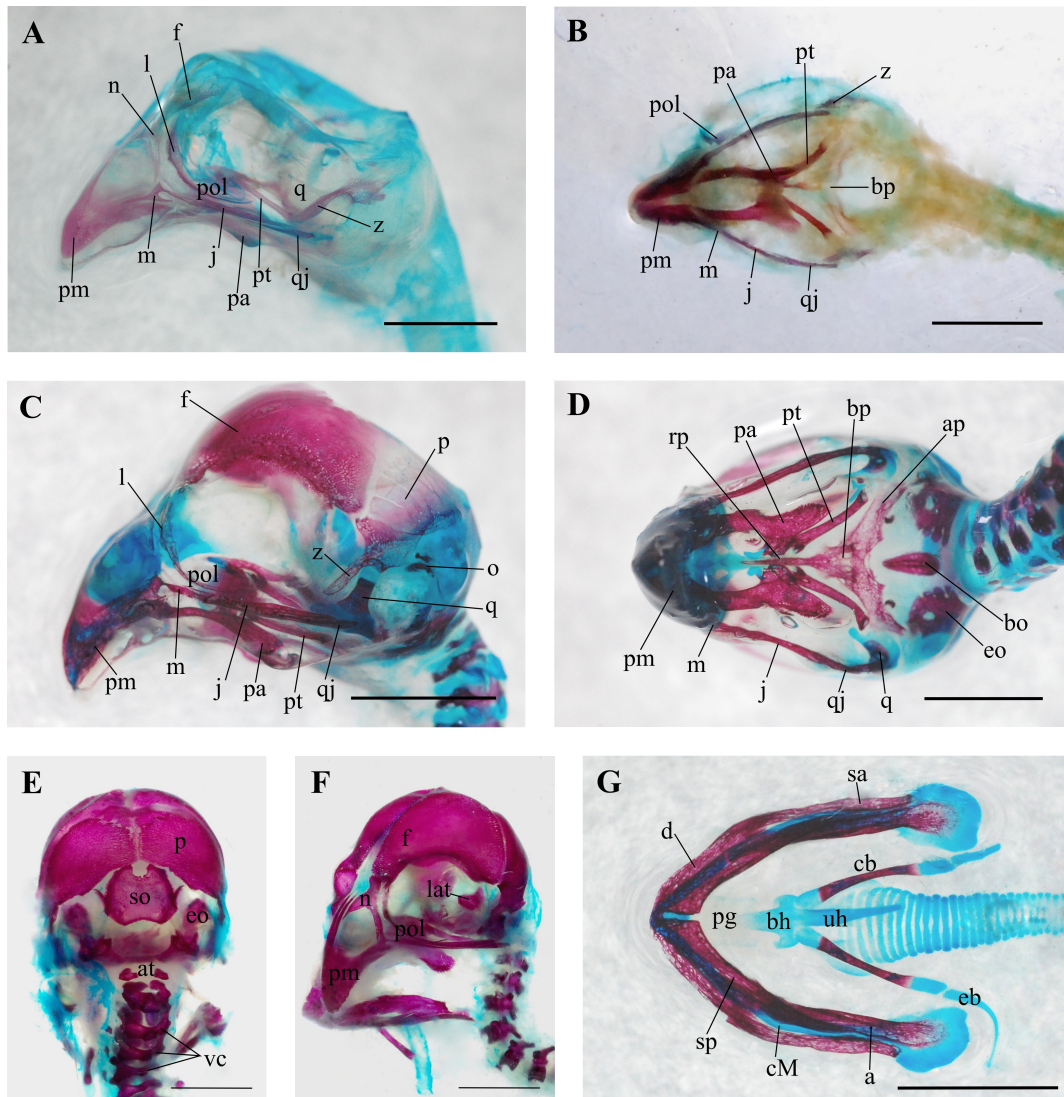


Figura IV.8. Ejemplares de *Myiopsitta monachus* diafanizados y doblemente coloreados con rojo de alizarina y azul de alcian. **A**, cráneo en vista lateral izquierda de un embrión del estadio 40; **B**, cráneo en vista ventral de un embrión del estadio 36; **C**, cráneo en vista lateral izquierda de un pichón de entre 0 y 5 días; **D**, cráneo en vista ventral de un pichón de entre 0 y 5 días; **E**, cráneo en vista caudal de un pichón de entre 0 y 5 días; **F**, cráneo en vista antero-lateral de un pichón de entre 0 y 5 días; **G**, mandíbula y aparato hioideo en vista ventral de un pichón de entre 0 y 5 días. Referencias: a, os angulare; ap, ala parasphenoidalis; at, atlas; bh, basihyale; bo, os basioccipitale; bp, lámina basiparasphenoidalis; cb, ceratobranchiale; cM, cartílago de Meckel; d, os dentale; eb, epibranchial; eo, os exoccipitale; f, os frontale; j, os jugale; l, os lacrimale; lat, os laterosphenoidale; m, os maxillare; n, os nasale; o, ossa otica; p, os parietale; pa, os palatinum; pg, paraglossum; pm, os premaxillare; pol, processus orbitalis del os lacrimale; pt, os pterygoideum; q, os quadratum; qj, os quadratojugale; rp, rostrum parasphenoidale; sa, os supra-angulare; so, os supraoccipitale; sp, os spleniale; uh, urohyale; vc, vertebrae cervicales; z, processus zygomaticus del os squamosum.

Escala = 5 mm.

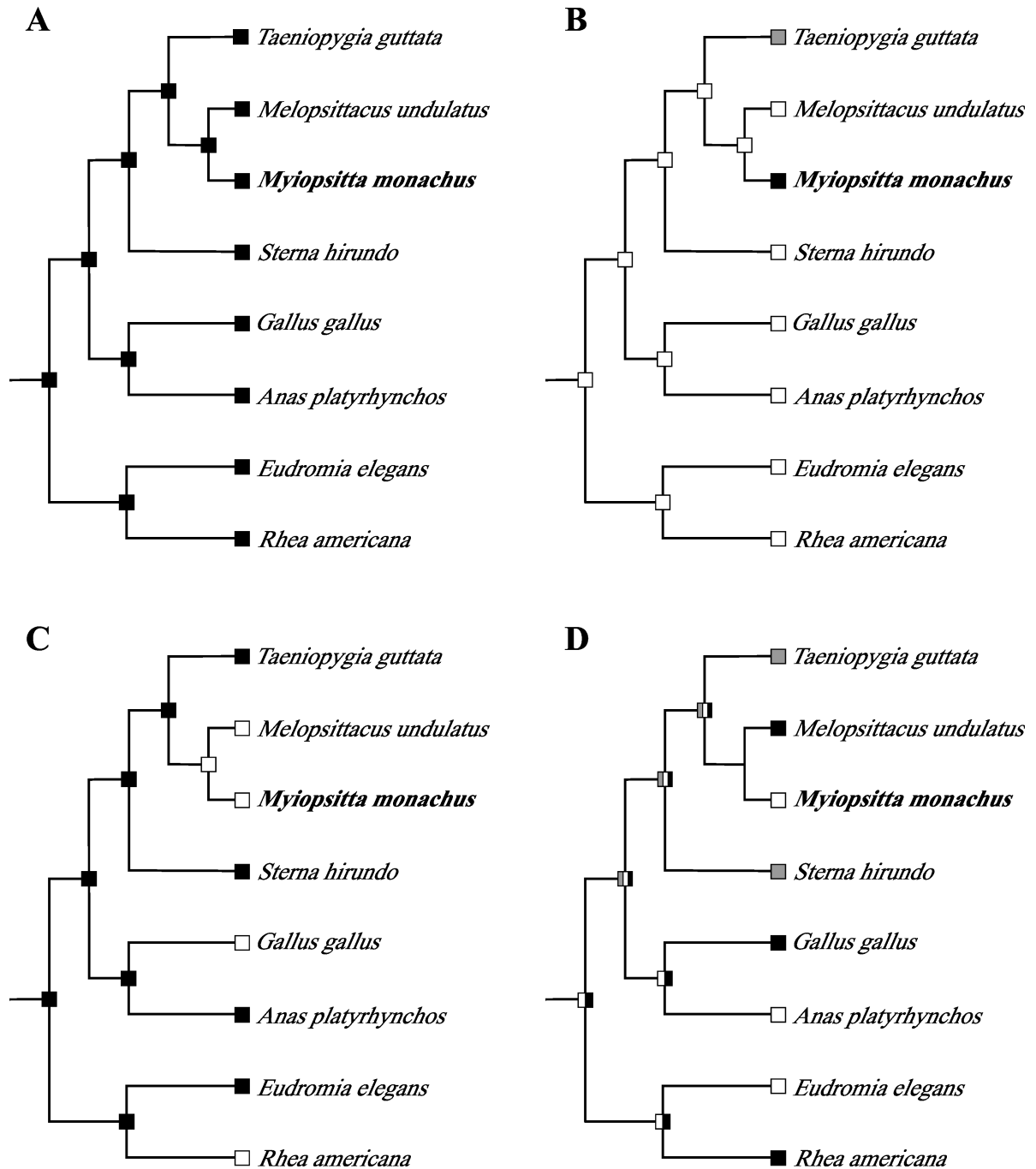


Figura IV.9. Tipos de patrones de distribución de los estados de carácter mapeados en la filogenia de referencia. **A**, distribución homogénea para el carácter 653 (evento 10 vs 9); **B**, autapomorfía para *Myiopsitta monachus* del carácter 577 (evento 11 vs 8); **C**, distribución dentro del clado Psittaciformes del carácter 1109 (evento 25 vs 15); **D**, distribución heterogénea del carácter 274 (evento 26 vs 4). El color negro representa el estado de carácter “2”, el blanco el “0”, y el gris el “1” (véase Tabla IV.2 y construcción de matrices del método de eventos apareados).

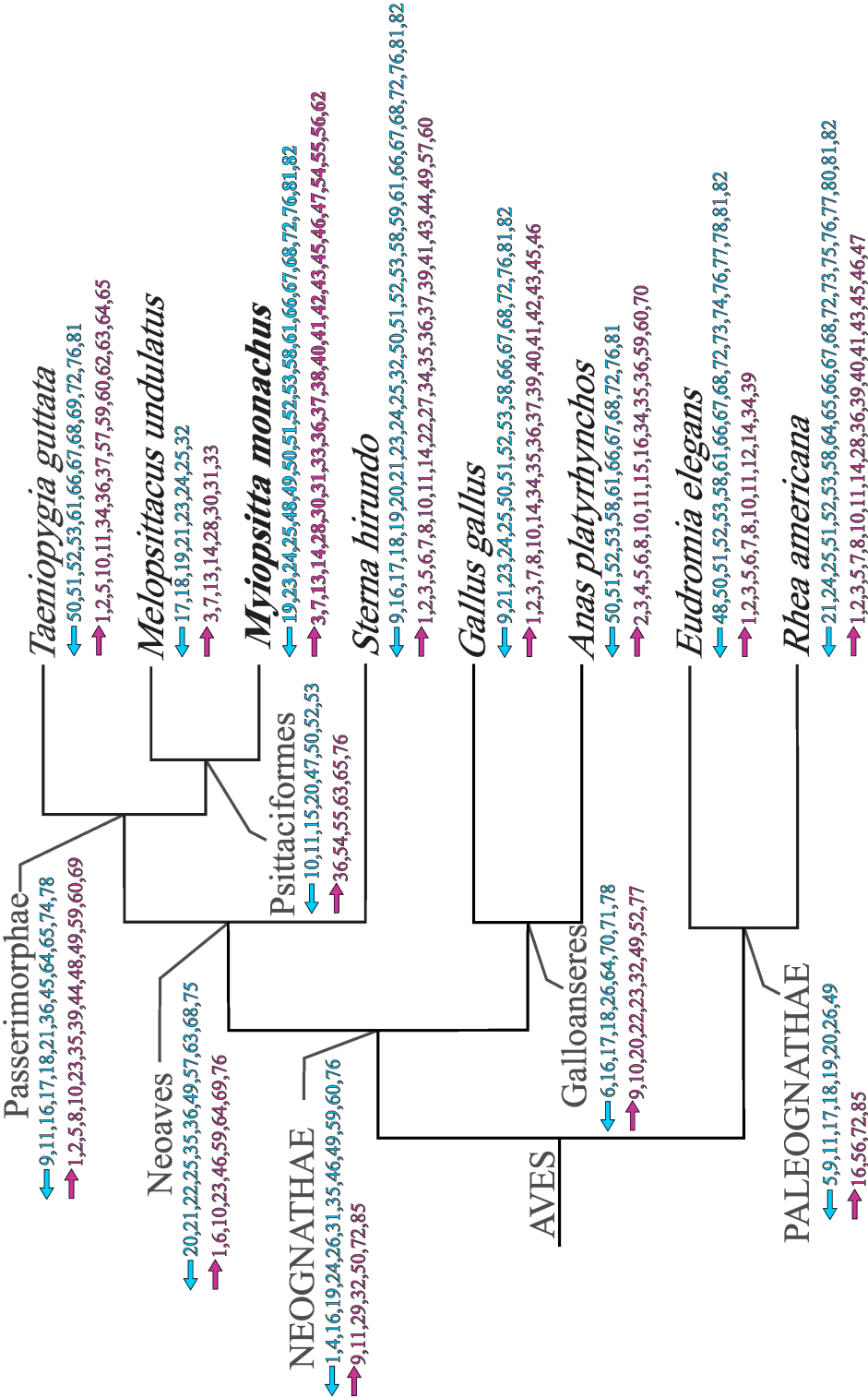


Figura IV.10. Eventos sinapomórficos de los nodos ancestrales y terminales de la filogenia de referencia. Los números corresponden a los eventos de la secuencia (véase Tabla IV.2 que detalla los huesos y sus números asignados). Las flechas y números de color celeste indican los eventos que desplazaron hacia etapas más tempranas y los de color rosa indican los eventos que se desplazaron hacia etapas más tardías de la secuencia.

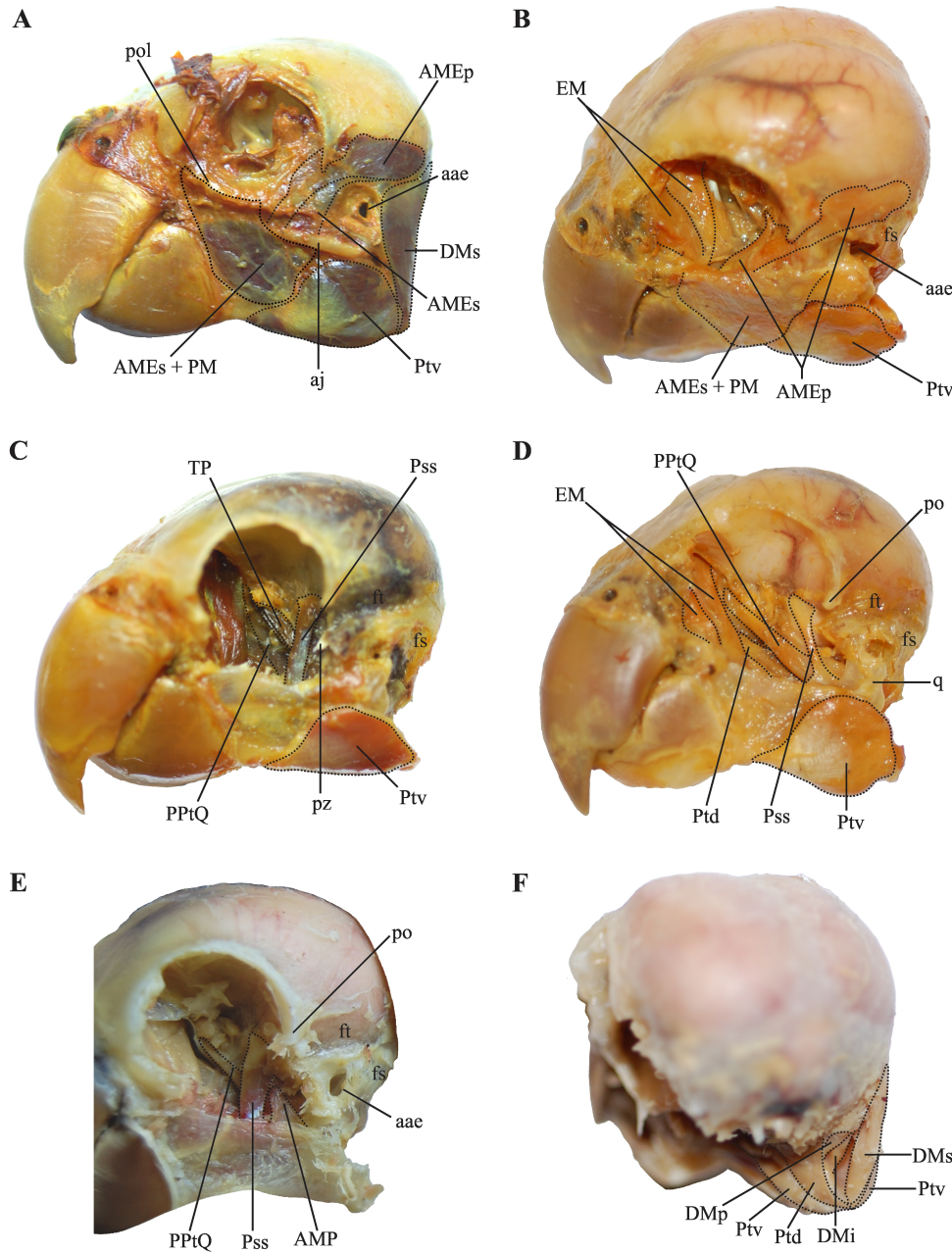


Figura IV.11. Músculos mandibulares de *Myiopsitta monachus*. **A, C, D**, vista lateral; **B**, vista dorso-lateral; **E**, vista rostro-lateral y **F**, vista caudal del cráneo. Referencias: aae, *apertura auris externae*; aj, *arcus jugalis*; AMEp, *m. adductor mandibulae externus profundus*; AMEs, *m. adductor mandibulae externus superficialis*; AMP, *m. adductor mandibulae posterior*; DMi, *m. depressor mandibulae pars intermedia*; DMp, *m. depressor mandibulae pars profunda*; DMs, *m. depressor mandibulae pars superficialis*; EM, *m. ethmomandibularis*; fs, *fossa subtemporalis*; ft, *fossa temporalis*; PM, *m. pseudomasseter*; po, *processus postorbitalis*; pol, *processus orbitalis del os lacrimale*; PPtQ, *m. protractor pterygoideus et quadrati*; Pss, *m. pseudotemporalis superficialis*; Ptd, *m. pterygoideus dorsalis*; Ptv, *m. pterygoideus ventralis*; pz, *processus zygomaticus*; q, *os quadratum*. Escala = 1cm.

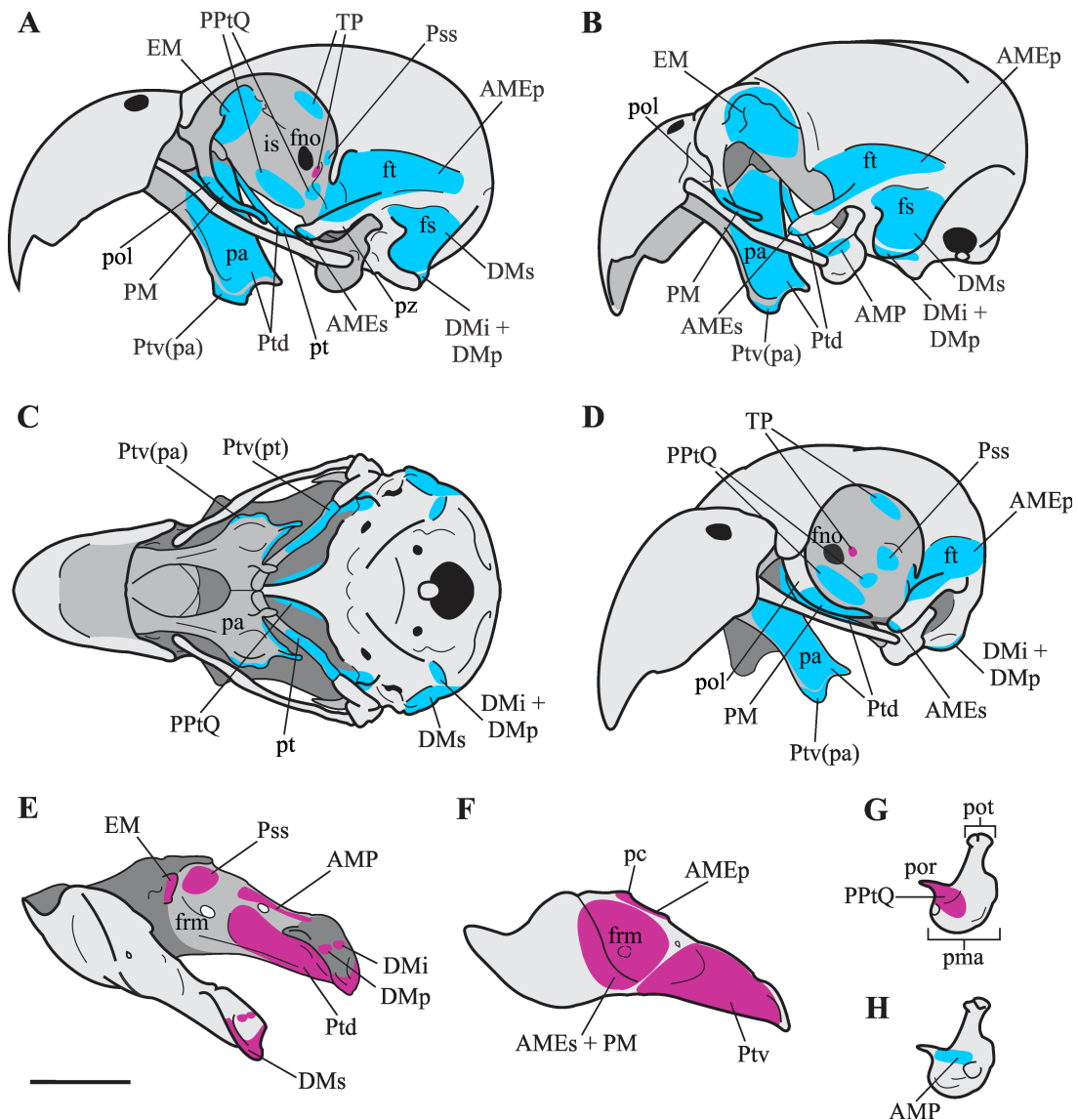


Figura IV.12. Esquemas del sistema músculo-esquelético del complejo cráneo-mandibular de *Myiopsitta monachus*. **A-D**, cráneo; **A**, vista lateral; **B**, vista latero-caudal; **C**, vista ventral y **D**, vista rostro-lateral. **E-F**, mandíbula; **E**, vista medial; **F**, vista lateral. **G-H**, Detalle del os quadratum en vista medial (**G**) y lateral (**H**). Los orígenes musculares están indicados en celeste y las inserciones en rosa. Referencias: AMEp, *m. adductor mandibulae externus profundus*; AMEs, *m. adductor mandibulae externus superficialis*; AMP, *m. adductor mandibulae posterior*; DMi, *m. depressor mandibulae pars intermedia*; DMp, *m. depressor mandibulae pars profunda*; DMs, *m. depressor mandibulae pars superficialis*; EM, *m. ethmomandibularis*; fno, foramen nervi optici; frm, fenestra rostral mandibulae; fs, fossa subtemporalis; ft, fossa temporalis; is, septum interorbitale; pa, os palatinum; pc, processus coronoideus; PM, *m. pseudomasseter*; pma, processus mandibularis; pol, processus orbitalis del os lacrimale; poq, processus orbitalis del os quadratum; pot, processus oticus; PPtQ, *m. protractor pterygoideus et quadrati*; Pss, *m. pseudotemporalis superficialis*; pt, os pterygoideum; Ptd, *m. pterygoideus dorsalis*; Ptv(pa), *m. pterygoideus ventralis pars palatina*; Ptv(pt), *m. pterygoideus ventralis pars pterygoidea*; pz, processus zygomaticus. Escala = 1cm.

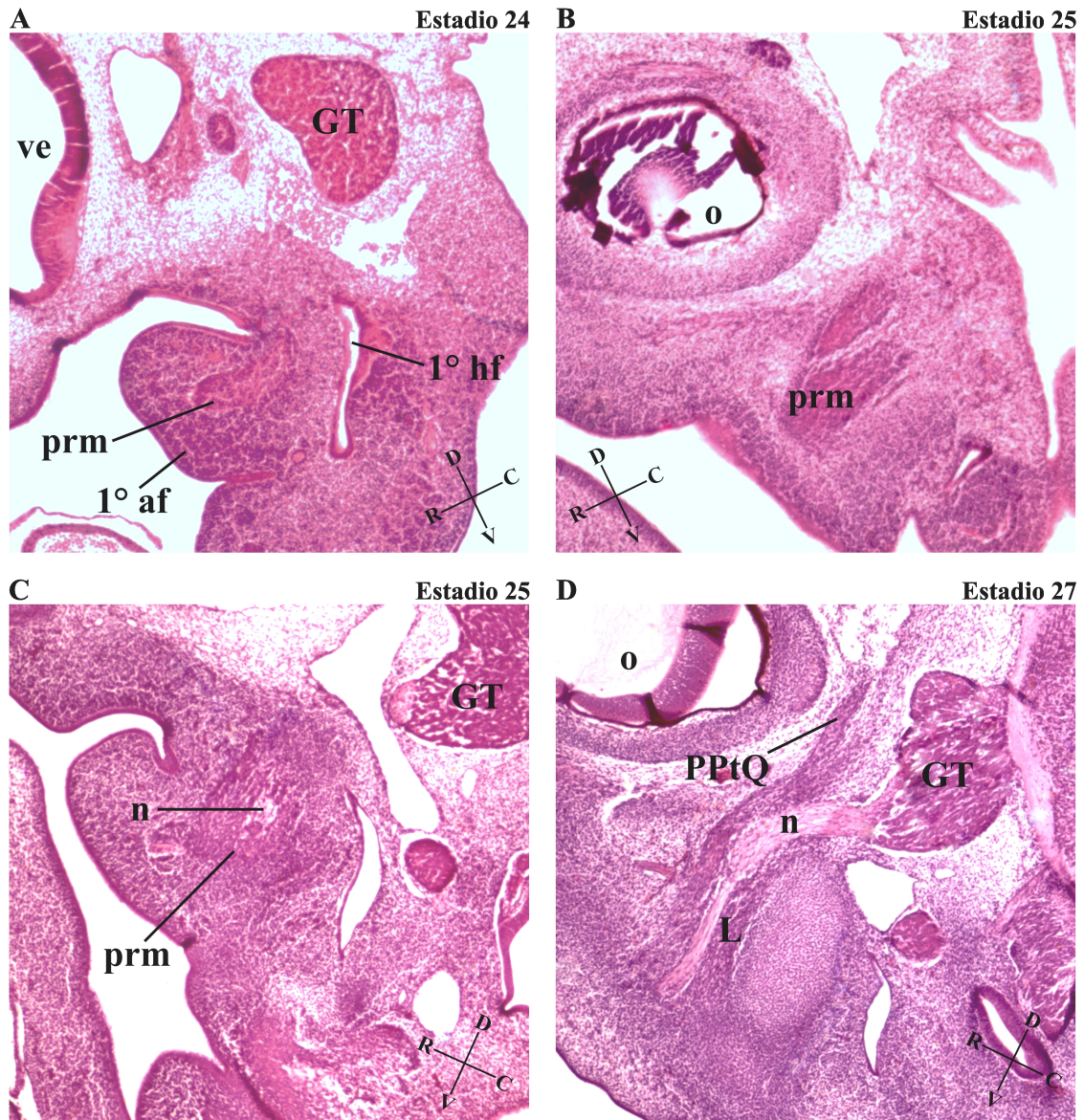


Figura IV.13. Cortes histológicos (4X) sagitales coloreados con Hematoxilina y Eosina en vistas laterales izquierdas de embriones de *Myiopsitta monachus*. **A**, estadio 24; **B** y **C**, estadio 25; **D**, estadio 27. Referencias: 1° af, primer arco faríngeo; 1° hf, primera hendidura faríngea; GT, *ganglion trigeminale*; L, porción lateral del precursor muscular (futuros *m. adductor mandibulae externus superficialis* y *m. adductor mandibulae externus profundus*); n, *nervus mandibularis*; o, ojo; PPtQ, *m. protractor pterygoideus et quadrati*; prm, precursor muscular mandibular; ve, vesícula encefálica. Orientaciones anatómicas: C, caudal; D, dorsal; R, rostral; V, ventral.

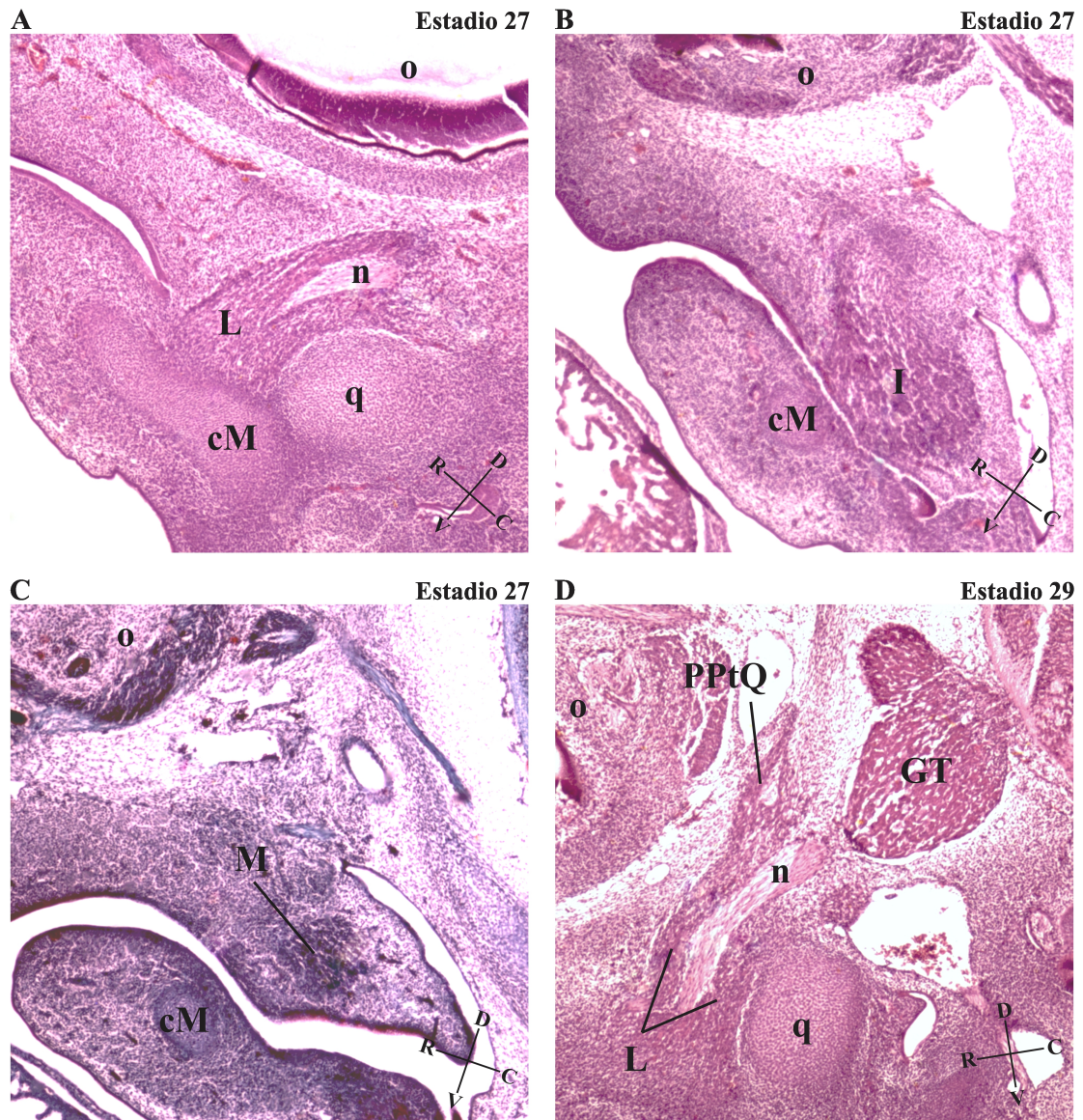


Figura IV.14. Cortes histológicos (4X) sagitales en vistas laterales izquierdas de embriones de *Myiopsitta monachus*. **A, B y D**, coloreados con Hematoxilina y Eosina; **C**, coloreado con tricrómico de Gomori. **A, B y C**, estadio 27; **D**, estadio 29. Referencias: cM, cartílago de Meckel; GT, *ganglion trigeminale*; I, porción intermedia del precursor muscular (futuros *m. pseudotemporalis superficialis* y *m. adductor mandibulae posterior*); L, porción lateral del precursor muscular (futuros *m. adductor mandibulae externus superficialis* y *m. adductor mandibulae externus profundus*); M, porción medial del precursor muscular (futuros *m. pterygoideus dorsalis* y *m. pterygoideus ventralis*); n, *nervus mandibularis*; o, ojo; PPtQ, *m. protractor pterygoideus et quadrati*; q, *quadratum*. Orientaciones anatómicas: C, caudal; D, dorsal; R, rostral; V, ventral.

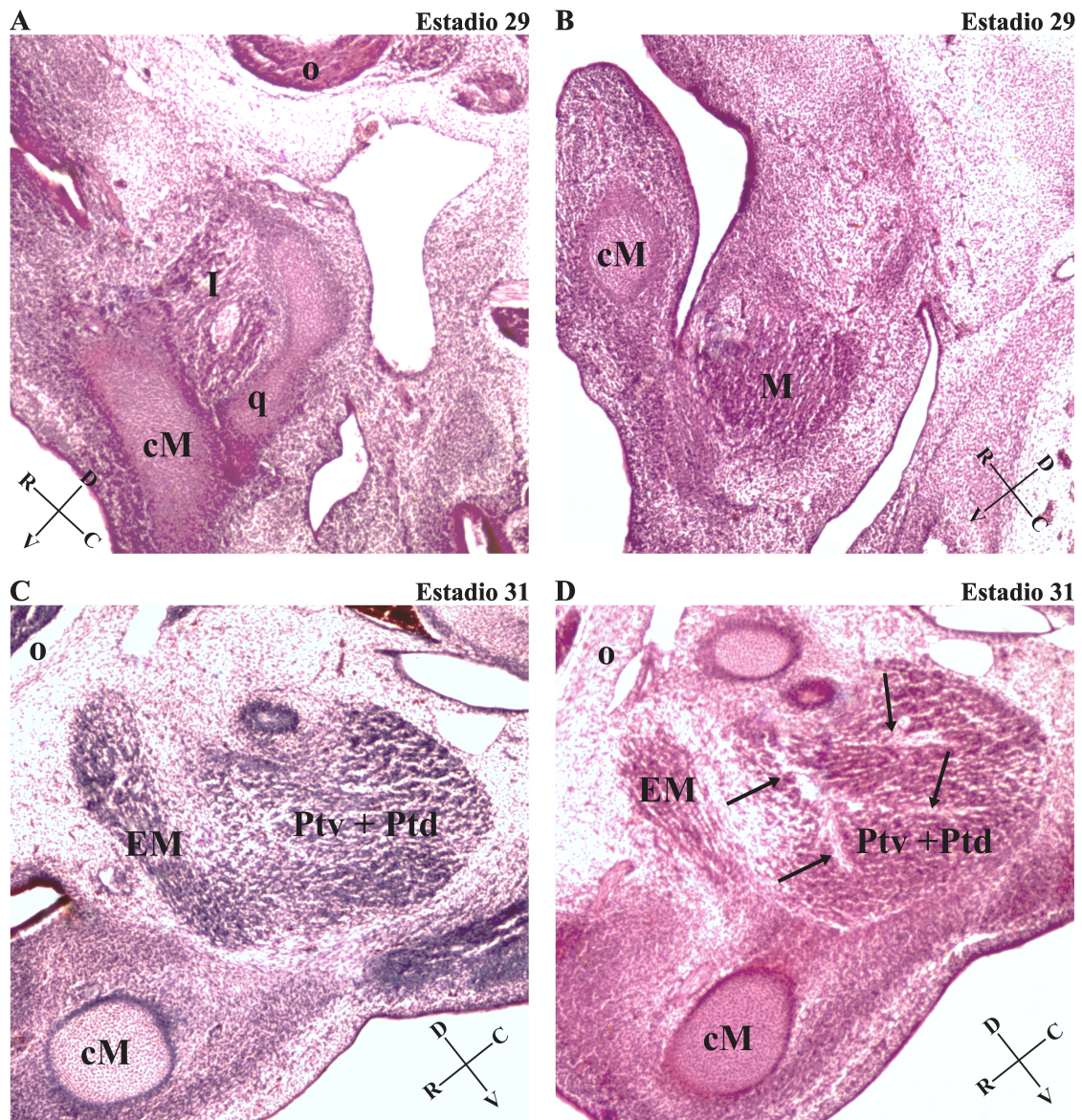


Figura IV.15. Cortes histológicos (4X) sagitales en vistas laterales izquierdas de embriones de *Myiopsitta monachus*. **A**, **B** y **D**, coloreados con Hematoxilina y Eosina; **C**, coloreado con tricrómico de Gomori. **A** y **B**, estadio 29; **C** y **D**, estadio 31. Referencias: cM, cartílago de Meckel; EM, *m. ethmomandibularis*; I, porción intermedia del precursor muscular (futuros *m. pseudotemporalis superficialis* y *m. adductor mandibulae posterior*); M, porción medial del precursor muscular (futuros Ptd y Ptv); o, ojo; Ptd, *m. pterygoideus dorsalis*; Ptv, *m. pterygoideus ventralis*; q, *quadratum*. Las flechas indican el ingreso de tejido que divide al precursor muscular. Orientaciones anatómicas: C, caudal; D, dorsal; R, rostral; V, ventral.

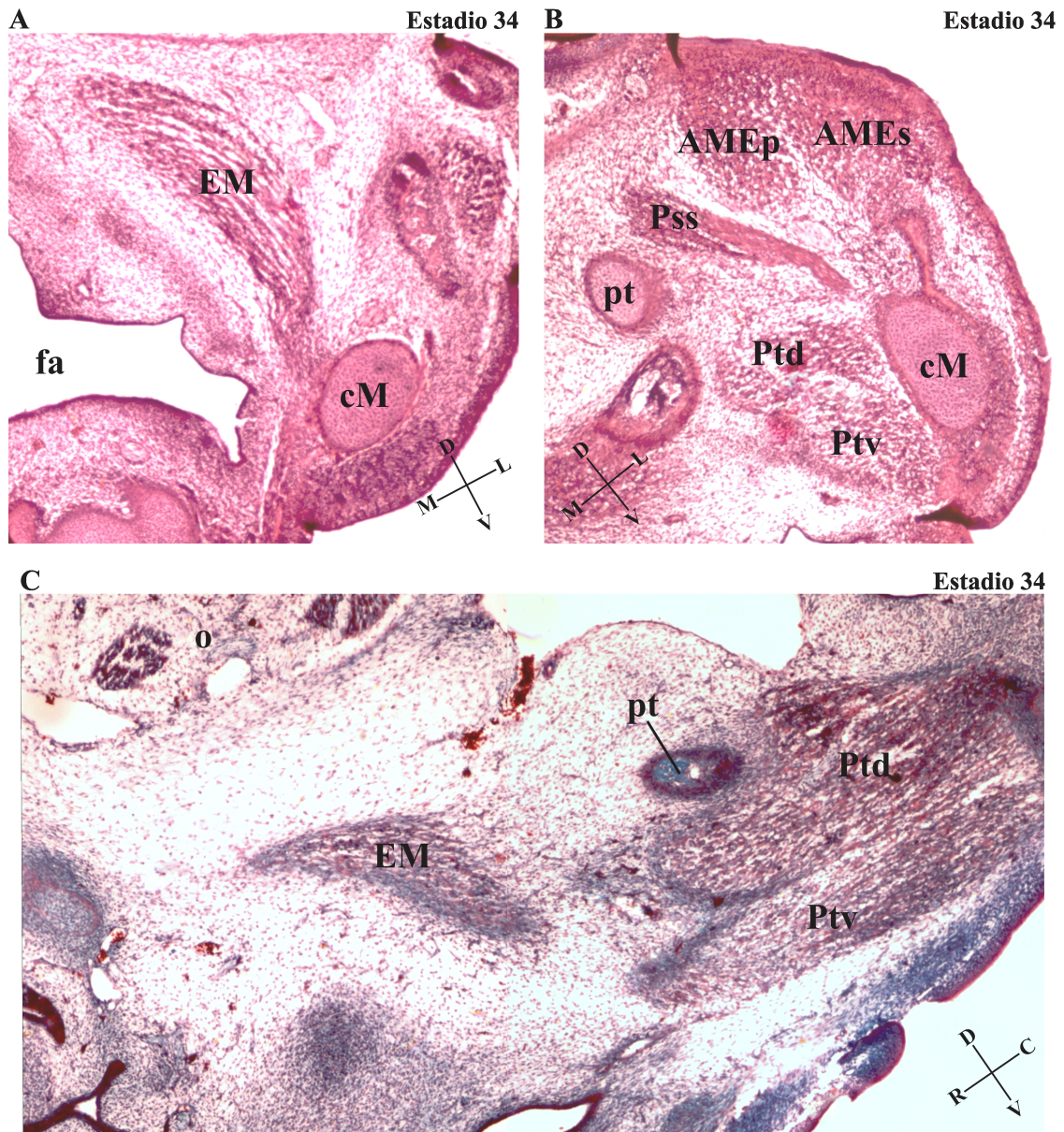


Figura IV.16. Cortes histológicos (4X) coronales (A y B) y sagital en vista lateral izquierda (C) de embriones de *Myiopsitta monachus*. A y B, coloreados con Hematoxilina y Eosina; C, coloreado con tricrómico de Gomori. A, B y C, estadio 34. Referencias: AMEp, *m. adductor mandibulae externus profundus*; AMEs, *m. adductor mandibulae externus superficialis*; cM, cartilago de Meckel; EM, *m. ethmomandibularis*; fa, faringe; o, ojo; Pss, *m. pseudotemporalis superficialis*; pt, *pterygoideum*; Ptd, *m. pterygoideus dorsalis*; Ptv, *m. pterygoideus ventralis*. Orientaciones anatómicas: C, caudal; D, dorsal; L, lateral; M, medial; R, rostral; V, ventral.

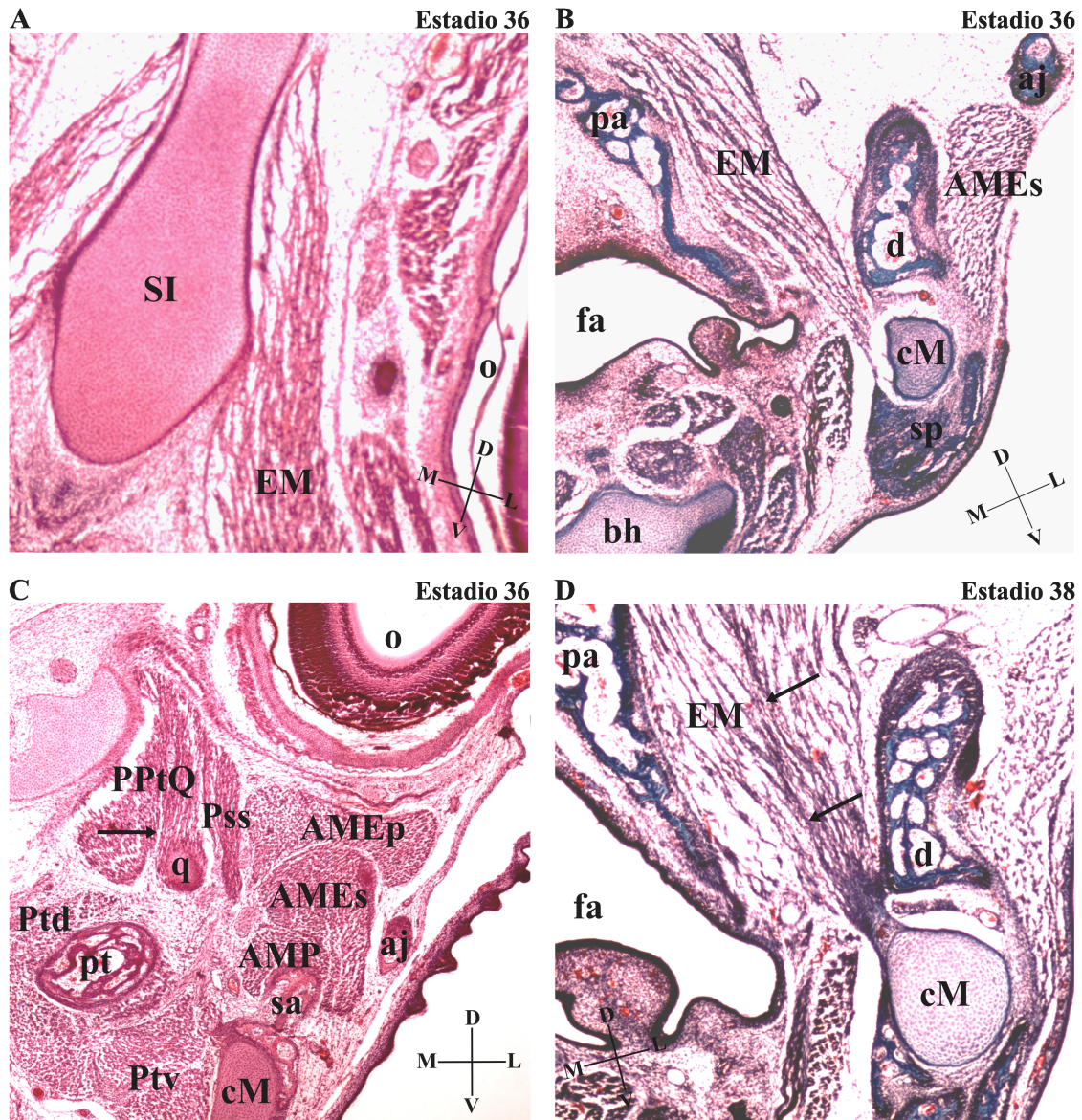


Figura IV.17. Cortes histológicos (4X) coronales de embriones de *Myiopsitta monachus*. A y C, coloreados con Hematoxilina y Eosina; B y D, coloreado con tricrómico de Gomori. A, B y C, estadio 36; D, estadio 38. Referencias: aj, *arcus jugalis*; AMEp, *m. adductor mandibulae externus profundus*; AMEs, *m. adductor mandibulae externus superficialis*; AMP, *m. adductor mandibulae posterior*; bh, *basihyale*; cM, cartílago de Meckel; d, *os dentale*; EM, *m. ethmomandibularis*; fa, *faringe*; o, *ojo*; pa, *os palatinum*; PPtQ, *m. protractor pterygoideus et quadrati*; Pss, *m. pseudotemporalis superficialis*; pt, *os pterygoideum*; Ptd, *m. pterygoideus dorsalis*; Ptv, *m. pterygoideus ventralis*; q, *os quadratum*; sa, *os supra-angulare*; SI, *septum interorbitale*; sp, *os spleniale*. Las flechas indican la división entre vientres musculares. Orientaciones anatómicas: D, dorsal; L, lateral; M, medial; V, ventral.

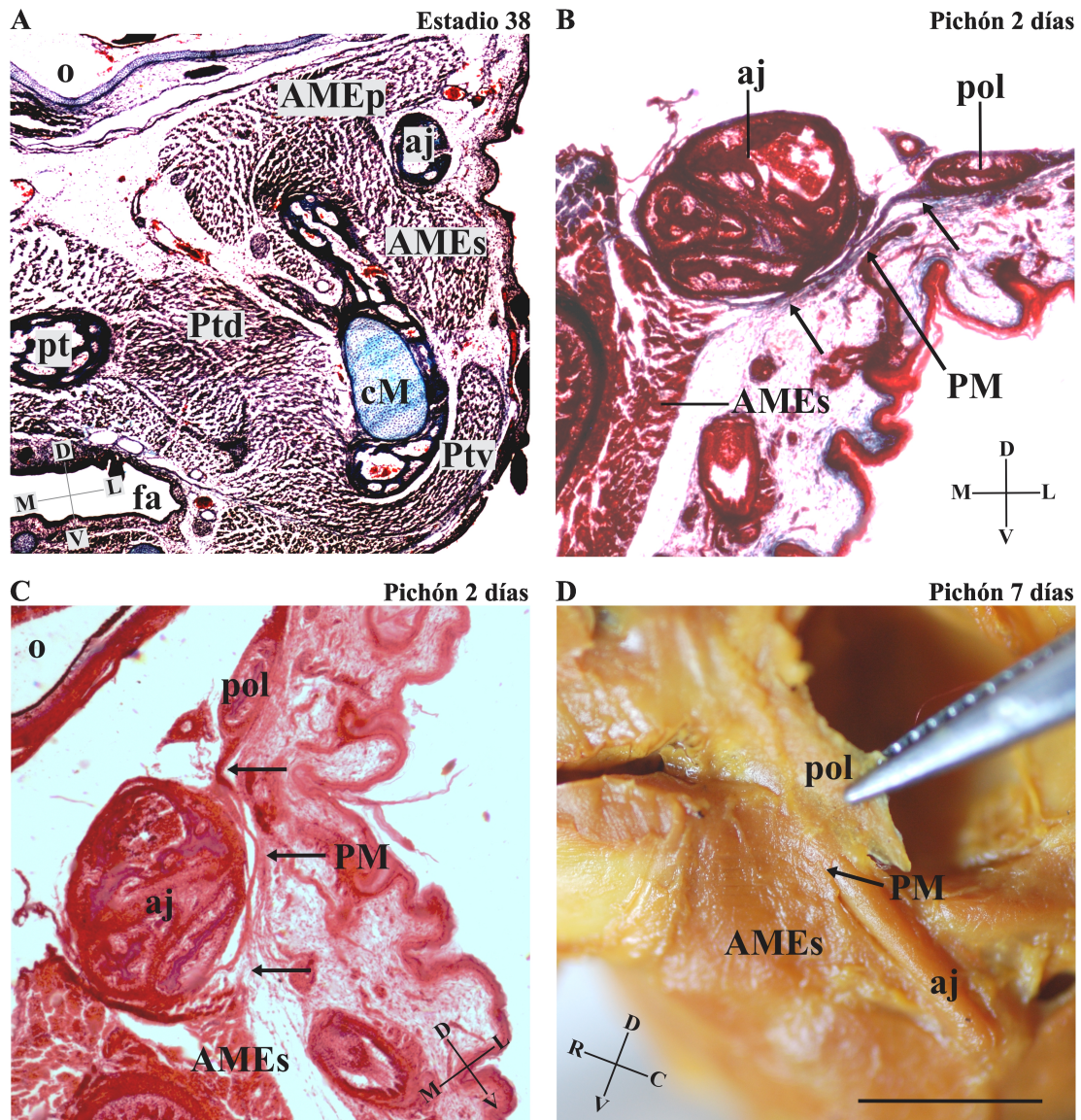


Figura IV.18. Cortes histológicos (4X) (A-C) coroneales coloreados con Hematoxilina y Eosina (C) y tricrómico de Gomori (A y B) de embriones del estadio 38 (A) y de pichones de dos días de edad (B y C) y ejemplar diseccionado de pichón de siete días de edad (D) de *Myiopsitta monachus*. Referencias: aj, *arcus jugalis*; AMEp, *m. adductor mandibulae externus profundus*; AMEs, *m. adductor mandibulae externus superficialis*; cM, cartílago de Meckel; fa, faringe; o, ojo; PM, *m. pseudomasseter*; pol, *processus orbitalis* del *os lacrimale*; pt, *os pterygoideum*; Ptd, *m. pterygoideus dorsalis*; Ptv, *m. pterygoideus ventralis*. Las flechas indican la presencia del PM: de la aponeurosis en B y C y de las fibras musculares en D. Orientaciones anatómicas: C, caudal; D, dorsal; L, lateral; M, medial; R, rostral; V, ventral. Escala: 5 mm.

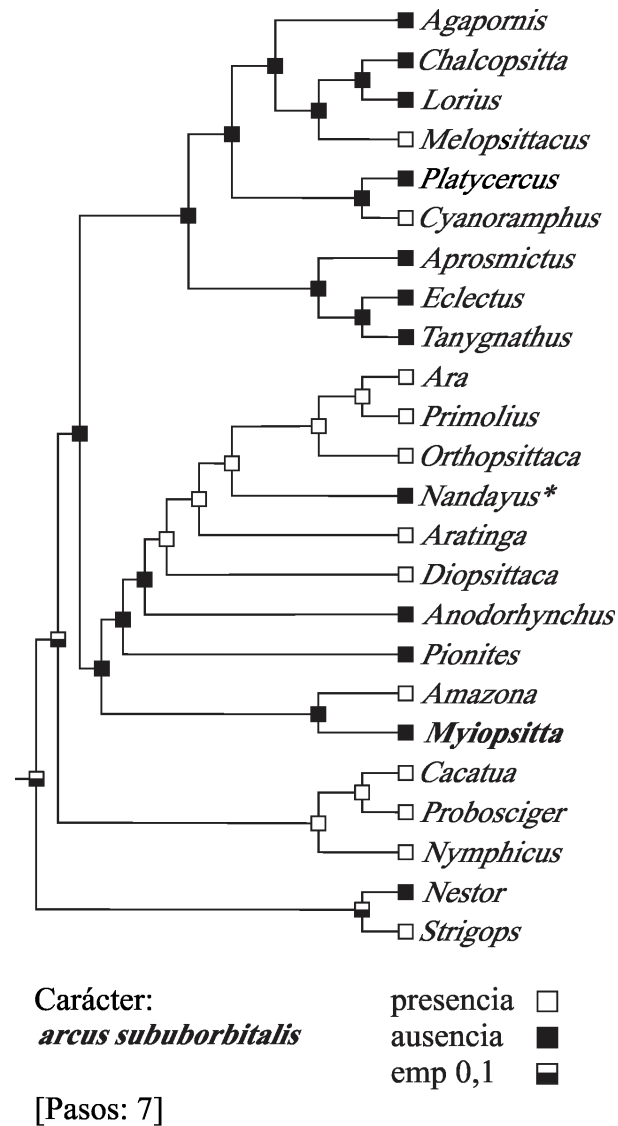


Figura IV.19. Reconstrucción del estado ancestral del *arcus suborbitalis* en Psittaciformes en base a un análisis de Parsimonia. Filogenia modificada obtenida de Tavares et al. (2006) y Wright et al. (2008). Referencias: emp, estado más parsimonioso; *datos de la especie extinta *Nandayus vorohuensis* obtenido de Carril et al. (2014b).

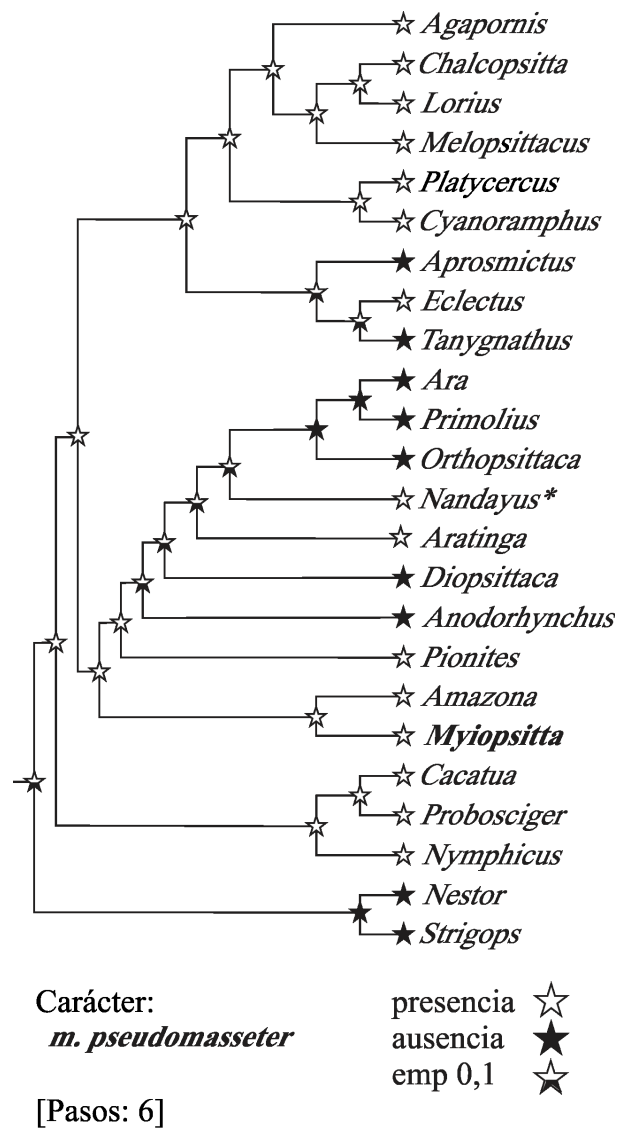


Figura IV.20. Reconstrucción del estado ancestral del *m. pseudomasseter* en Psittaciformes en base a un análisis de Parsimonia. Filogenia modificada obtenida de Tavares et al. (2006) y Wright et al. (2008). Referencias: emp, estado más parsimonioso; *datos de la especie extinta *Nandayus vorohuensis* obtenido de Carril et al. (2014b).

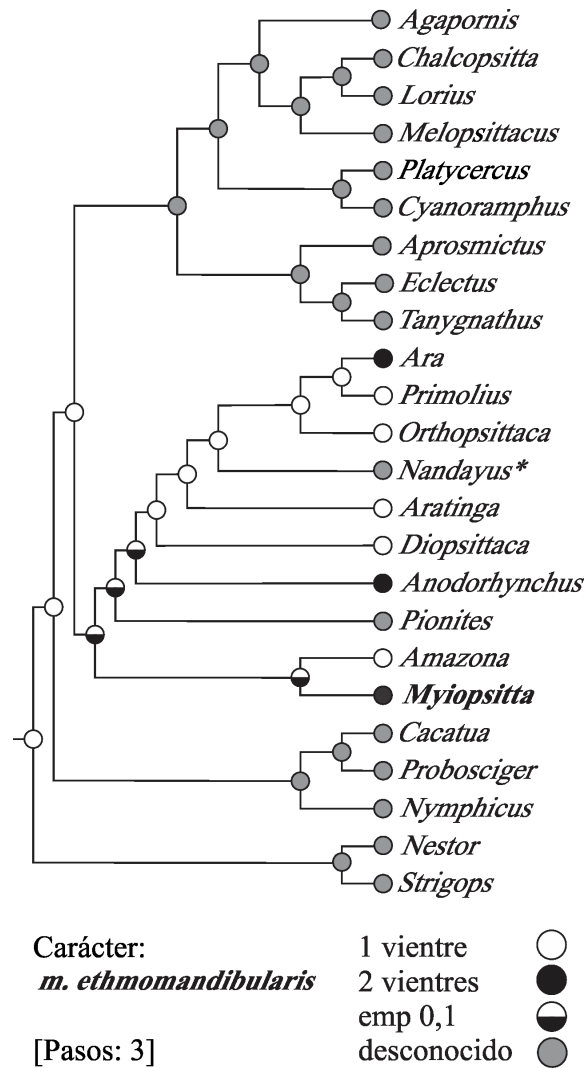


Figura IV.21. Reconstrucción del estado ancestral del *m. ethmomandibularis* en Psittaciformes en base a un análisis de Parsimonia. Filogenia modificada obtenida de Tavares et al. (2006) y Wright et al. (2008). Referencias: emp, estado más parsimonioso; *datos de la especie extinta *Nandayus vorohuensis* obtenido de Carril et al. (2014b).



La presente tesis doctoral busca reconocer procesos evolutivos de reprogramación al estudiar el desarrollo embrionario, determinar la secuencia de osificación y la diferenciación muscular en Psittaciformes en un contexto filogenético apropiado y explorar de qué manera dichos patrones pueden correlacionarse con estrategias adaptativas. Se toma como modelo a la cotorra *Myiopsitta monachus* y se focaliza en las novedades morfológicas del complejo cráneo-mandibular y en la altricialidad características de los Psittaciformes.

